

**Producción forrajera en pasturas base alfalfa a partir de radiación
absorbida: efectos de la estructura horizontal, vertical
y foliosidad del canopeo**

*Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires,
Área Ciencias Agropecuarias*

Juan Mattera

Ingeniero Agrónomo – Universidad de Buenos Aires – 2004

Lugar de trabajo: INTA EEA Pergamino



FAUBA

Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano
Facultad de Agronomía – Universidad de Buenos Aires



COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis

Agustín A. Grimoldi

Ing. Agr. (UBA)

M. Sc. (UBA)

Dr. (Technische Universität München,
Freising-Weihenstephan, Alemania)

Co-director

J. Gonzalo N. Irisarri

Ing. Agr. (UBA)

M. Sc. (UBA)

Dr. (UBA)

Consejero de Estudios

Gabriela Cordon

Lic. Análisis Ambiental (UNSAM)

Dr. (UBA)

JURADO DE TESIS

JURADO

Ariel Odorizzi

Ing. Agr. (Universidad Nacional de Río Cuarto)

M. Sc. (UNR)

Dr. (UNC)

JURADO

Carlos Acuña

Ing. Agr. (UNNE)

M. Sc. (University of Florida)

Ph. D. (University of Florida)

JURADO

Albert Porcar-Castell

B. Sc. (Universitat de Lleida)

M. Sc. (University of Helsinki)

Ph. D. (University of Helsinki)

Fecha de defensa de la tesis: 15 de MARZO de 2021

A mi papá Juan y mi mamá María Elena

AGRADECIMIENTOS

Gracias a mi familia, mi papá Juan, mi mamá María Elena, mi tía Marta, mis hermanas Regina y Luciana, a Graciela, Eduardo, Micaela y Tete, y a mi novia Karen, por estar siempre presentes, por entenderme y acompañarme. Gracias por siempre estimularme a más, a seguir creciendo y creer en mí. También a los que ya no están pero han ocupado un lugar importante en mi vida, Anto, Neca, Delia, Fernando, Bernardo, Rosita y papá.

Gracias a mi director Profesor Dr. Agustín Grimoldi por el acompañamiento desde la maestría al doctorado, siempre accesible, comprometido, y con la mejor predisposición, aprendí mucho de vos Agustín. Gracias a mi co-director Dr. Gonzalo Irisarri por su dedicación, sus aportes fundamentales durante todo el doctorado. Gracias a mi consejera de estudios Dra. Gabriela Cordon por toda la ayuda, desde las mediciones de campo a los comentarios y sugerencias siempre constructivas. Gracias a mi asesor de tesis Profesor Dr. Martín Oesterheld por sus valiosos aportes en el armado del proyecto.

Gracias al INTA Pergamino por darme la posibilidad de hacer el doctorado, de realizar uno de los experimentos de la tesis, de contar con el apoyo de mis compañeros Pablo Barletta, Oscar Bertín, Omar Scheneiter, Jonatan Camarasa, Ezequiel Pacente y Sergio Gallo. Gracias al INTA Rafaela donde realicé uno de los experimentos de la tesis contando con el apoyo de mis compañeros y amigos Luis Romero, Lorena Iacopini, Clemar Tomatis y Laura Gastaldi. Gracias a Alejandra Cuatrín por el apoyo en los análisis estadísticos. Gracias a Andrea Tomás y Marcelo Pisani por haber sido mis referentes a la hora de pensar en realizar el doctorado.

Gracias a mis amigos: Alberto, Lucía, Seba, Gaby, Vicky, Paula, Marina, Nico, Gustavo, Javier y Rodolfo siempre es lindo compartir los momentos con ustedes.

Declaro que el material incluido en esta tesis es, a mi mejor saber y entender, original producto de mi propio trabajo (salvo en la medida en que se identifique explícitamente las contribuciones de otros), y que este material no lo he presentado, en forma parcial o total, como una tesis en ésta u otra institución.

INDICE GENERAL

ÍNDICE DE CUADROS	X
ÍNDICE DE FIGURAS.....	XI
RESUMEN.....	XVI
ABSTRACT	XVIII
CAPÍTULO I	1
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
1.1. Antecedentes	1
1.2. Variaciones en la estructura horizontal y vertical de un canopeo forrajero	3
1.3. Uso de sensores remotos para la estimación de la productividad forrajera.....	7
1.4. Objetivos	11
1.5. Hipótesis	13
DINÁMICA TEMPORAL DE LA INTERACCIÓN ENTRE LA ESTRUCTURA HORIZONTAL Y VERTICAL DEL CANOPEO EN PASTURAS DE ALFALFA	14
2.1. INTRODUCCIÓN.....	14
2.1.1. Antecedentes.....	14
2.1.2. Objetivo	17
2.1.3. Hipótesis	18
2.2. MATERIALES Y MÉTODOS.....	18
2.2.1. Sitio experimental.....	18
2.2.2. Material vegetal, diseño experimental y tratamientos.....	19
2.2.3. Variables de respuesta evaluadas	22
2.2.3.1. Producción de biomasa aérea y proporción de hojas	22
2.2.3.2. Intercepción, calidad de la luz y estructura del canopeo	22
2.2.3.4. Radiación fotosintéticamente activa acumulada (RFAA) y eficiencia en el uso de la radiación (EUR).....	24
2.2.4. Análisis estadísticos.....	26
2.3. RESULTADOS.....	27
2.3.1. Producción de biomasa aérea y proporción de hojas.....	27
2.3.2. Intercepción y calidad de la luz del canopeo.....	28
2.3.3. Área foliar específica, índice de área foliar y coeficiente de extinción lumínica	32
2.3.4. Eficiencia en el uso de la radiación	33
2.4. DISCUSIÓN.....	34

2.4.1. Compensación de la producción de biomasa aérea por el cultivar multifoliado bajo un arreglo espacial desfavorable.....	34
2.4.2. El cultivar multifoliado genera un ambiente lumínico similar en distancias entre hileras a la siembra contrastantes	35
2.4.3. El IAF es la propiedad estructural del canopeo que más diferencia a los cultivares en su respuesta a la distancia entre hileras a la siembra	36
2.4.4. Los componentes del modelo radiativo presentan comportamiento diferencial entre cultivares en respuesta a la distancia entre hileras a la siembra	38
2.5. CONCLUSIONES.....	40
CAPITULO III.....	41
ESTACIONALIDAD DE LA PRODUCCIÓN DE BIOMASA AÉREA Y DE LOS COMPONENTES DEL MODELO RADIATIVO EN CANOPEOS PUROS Y MEZCLAS DE ALFALFA Y FESTUCA ALTA	41
3.1. INTRODUCCIÓN.....	41
3.1.1. Antecedentes.....	41
3.1.2. Objetivo	46
3.1.3. Hipótesis	46
3.2. MATERIALES Y MÉTODOS.....	46
3.2.1. Sitio experimental.....	46
3.2.2. Material vegetal, diseño experimental y tratamientos	47
3.2.3. Variables de respuesta evaluadas.....	50
3.2.3.1. Producción de biomasa aérea.....	50
3.2.3.2. Intercepción (f_{RFAA}) y eficiencia en el uso de la radiación (EUR)	51
3.2.3.3. Índices de estabilidad (IE) y de sincronicidad (IS) de la producción de biomasa	52
3.2.4. Análisis estadísticos.....	53
3.3. RESULTADOS.....	54
3.3.1. Producción de biomasa aérea	54
3.3.2. Intercepción de la radiación fotosintéticamente activa (f_{RFAA})	59
3.3.3. Radiación fotosintéticamente activa acumulada (RFAA)	61
3.3.4. Eficiencia en el uso de la radiación (EUR)	64
3.3.5. Composición botánica, índices de estabilidad (IE) y sincronicidad (IS).....	66
3.4. DISCUSIÓN.....	69
3.4.1. Mayor potencial productivo en la monocultura de alfalfa por mayor intercepción de la radiación.....	69
3.4.2. La estabilidad en la producción de biomasa aérea entre la monocultura de alfalfa y las mezclas binarias de alfalfa con festuca fue similar asociada a mecanismos diferentes	72

3.4.3. Similar asincronía entre mezclas binarias de alfalfa con festuca independientemente del ecotipo de festuca	74
3.5. CONCLUSIONES.....	75
CAPÍTULO IV	77
ESTIMACIÓN REMOTA DE LA EFICIENCIA EN EL USO DE LA RADIACIÓN (EUR), A TRAVÉS DEL ÍNDICE DE REFLECTANCIA FOTOQUÍMICA (IRF) Y DE LA FLUORESCENCIA DE CLOROFILA INDUCIDA POR EL SOL (SIF) DE ACUERDO CON LA COBERTURA FORRAJERA Y LA ESTACIONALIDAD EN PASTURAS TEMPLADAS.....	77
4.1. INTRODUCCION.....	77
4.1.1. Antecedentes.....	77
4.1.2. Objetivo	82
4.1.3. Hipótesis	83
4.2. MATERIALES Y MÉTODOS.....	83
4.2.1. Sitio experimental.....	83
4.2.2. Material vegetal, diseño experimental y tratamientos	83
4.2.3. Variables de respuesta	86
4.2.3.1. Intercepción de la radiación (f RFAA), radiación fotosintéticamente activa acumulada (RFAA), producción de biomasa aérea y eficiencia en el uso de la radiación (EUR).....	87
4.2.3.2. Índices de vegetación.....	88
4.4. Análisis estadísticos.....	91
4.3. RESULTADOS.....	93
4.3.1. La cobertura forrajera afecta la radiación absorbida dentro de cada estación...93	
4.3.2. Efectos estacionales de los componentes del modelo radiativo dentro de cada cobertura forrajera	95
4.3.3. Relaciones entre la EUR y los índices de vegetación.....	96
4.3.4. Variaciones estacionales en las asociaciones entre EUR, $IRF_{Gamón}$ y $SIF_{760/a}$.98	
4.3.5. Asociación entre el IVN y el $IRF_{Gamón}$, $SIF_{760/a}$ y SPAD	100
4.4. DISCUSIÓN.....	102
4.4.1. La cobertura forrajera y la estación afectan los componentes del modelo radiativo	102
4.4.2. Relaciones entre la EUR y los índices de vegetación estudiados.....	104
4.4.3. Variaciones estacionales en la relación entre la EUR y los índices de vegetación	105
4.5. CONCLUSIONES.....	108
CAPÍTULO V.....	109
CONCLUSIÓN GENERAL	109

5.1. Variaciones en la estructura del canopeo y su impacto sobre el modelo radiativo	112
5.2. Índices de vegetación para estimar la EUR y la producción de biomasa aérea	115
5.3. Aportes originales derivados de la tesis y perspectivas de investigación futuras	119
BIBLIOGRAFÍA	123

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro I. Listado de variables utilizadas en toda la tesis y sus unidades, incluyendo las siglas en español e inglés.	XV
CAPITULO II	14
Cuadro 2.1. Proporción de hojas (%) según la distancia entre hileras a la siembra (16 y 32 cm) para dos cultivares: Monarca: trifoliada (TF) y Magna 601: multifoliada (MF) para el verano del primer año (A y B), el otoño del primer año (C y D) y el verano del segundo año (E y F), respectivamente. Los valores son promedio de cinco bloques \pm 1 EE. El valor <i>p</i> representa el efecto de la distancia entre hileras a la siembra considerando las mediciones repetidas en el tiempo.	28
Cuadro 2.2. Índice de área foliar (IAF), coeficiente de extinción lumínica (<i>k</i>) y eficiencia en el uso de la radiación (EUR) al finalizar cada uno de los tres periodos de crecimiento estudiados: a)- verano del primer año, b)- otoño del primer año y c)- verano del segundo año para cada distancia entre hileras a la siembra (16 y 32 cm) incluyendo datos de dos cultivares [Monarca: trifoliada (TF) y Magna 601: multifoliada (MF)].	33
Cuadro 3.1. Efecto del tipo de canopeo sobre el Índice de Estabilidad (IE) de la producción de biomasa total aérea, de la radiación fotosintéticamente activa acumulada (RFAA) y de la eficiencia en el uso de la radiación (EUR), y sobre el Índice de Sincronicidad (IS) considerando la producción de biomasa aérea por componente (alfalfa, festuca, trébol blanco) para el conjunto de quince periodos de crecimiento para la producción de biomasa aérea y ocho periodos para los componentes del modelo radiativo durante dos años de producción para diversos tipos de canopeos compuestos por monoculturas de alfalfa (AA) y de festuca ecotipo de crecimiento continental (FC) (cv. Palenque Plus) y ecotipo de crecimiento mediterráneo (FM) (cv. Flecha), y para las respectivas mezclas binarias de ambas especies y ecotipos. Los valores son las medias \pm ES de cinco bloques. Un valor más elevado del IE indica una mayor estabilidad temporal. El IS varía entre 0 y 1, y un valor más cercano a 0, significa mayor asincronía entre las especies que componen la mezcla.	68
Cuadro 3.2. Sobre-rendimiento y sobre-rendimiento transgresivo para diversos tipos de canopeos compuestos por las mezclas de alfalfa (AA), festuca ecotipo de crecimiento continental (FC) (cv. Palenque Plus) y festuca ecotipo de crecimiento mediterráneo (FM) (cv. Flecha).	71
Cuadro 4.1. Coeficientes de correlación de Pearson (R) y / valores para las correlaciones entre el índice verde normalizado (IVN) y el índice de reflectancia fotoquímica derivado de la versión original de Gamon et al 1992 (IRF _{Gamon}) y entre el IVN y el rendimiento de fluorescencia de clorofila inducida por el sol aparente (SIF _{760/a}) para diferentes periodos de crecimiento (primavera, primavera tardía, verano y otoño). Las correlaciones fueron hechas para canopeos contrastantes de especies forrajeras puras (alfalfa y festuca) y sus mezclas (n=35).	101
Cuadro 5.1. Estimadores de los modelos de regresión lineal ajustados para predecir la eficiencia en el uso de la radiación (EUR) mediante dos índices de vegetación: el índice de reflectancia fotoquímica (IRF) propuesto por Gamon et al. 1992 (IRF _{Gamon}) y el rendimiento aparente de la fluorescencia inducida por el sol (SIF _{760/a}). Solo se muestran aquellos modelos que fueron estadísticamente significativos (valor <i>p</i> < 0.05).	115

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 2.1.** Temperatura media diaria (°C) representada por la línea azul y lluvias diarias (mm) representada por las columnas negras durante el período experimental en la EEA INTA Rafaela, Santa Fe, Argentina. **19**
- Figura 2.2.** Panel superior. Esquema del arreglo espacial teórico de las semillas para dos distancias entre hileras a la siembra: A)- 16 cm y B)- 32 cm. La densidad de siembra fue la misma en las dos distancias entre hileras a la siembra evaluadas. El índice de rectangularidad está representado por la letra a , estimado como el cociente entre la distancia entre hileras a la siembra y la distancia entre plantas dentro de la hilera. Inset: imágenes del canopeo para dos distancias entre hileras a la siembra: A)- 16 cm y B)- 32 cm. Panel inferior. Vista general del experimento. Inset: imagen de tallo del cultivar multifoliado y trifoliado. **21**
- Figura 2.3.** Producción de biomasa aérea por estación para dos distancias entre hileras a la siembra (16 y 32 cm) y cultivares [Monarca: trifoliada (TF) y Magna 601: multifoliada (MF)] en el primer año (A) y en el segundo año (B) de producción para las estaciones primavera-verano y otoño-invierno. Los valores son el promedio de cinco bloques \pm 1 EE. El asterisco representa diferencias significativas entre distancia entre las hileras mediante contrastes ortogonales dentro de cada cultivar ($p < 0.05$). **27**
- Figura 2.4.** Evolución de la fracción de la radiación fotosintéticamente activa interceptada ($fRFAA$) según la distancia entre hileras a la siembra (16 y 32 cm) para dos cultivares: Monarca: trifoliada (TF) y Magna 601: multifoliada (MF) para el verano del primer año (A y B), el otoño del primer año (C y D) y el verano del segundo año (E y F), respectivamente. Los valores son promedio de cinco bloques \pm 1 EE. El valor p representa el efecto de la distancia entre hileras a la siembra considerando las mediciones repetidas en el tiempo. **30**
- Figura 2.5.** Relación Rojo: Rojo lejano (R:RL) para distancias entre hileras a la siembra cercanas (Eje X) vs espaciadas (Eje Y) para dos cultivares [Monarca: trifoliada (TF) y Magna 601: multifoliada (MF)] en la línea de siembra (A) y entre las hileras de siembra (B) durante el verano del primer año de producción. La línea representa la relación 1:1 para los ejes X e Y. Los puntos corresponden a cinco bloques y tres estratos de 10 cm dentro del canopeo según la altura promedio ($n=15$). **31**
- Figura 3.1.** Temperatura media diaria (°C) representada por la línea azul y lluvias diarias (mm) representada por las columnas negras durante el período experimental en la EEA INTA Pergamino, Buenos Aires, Argentina **47**
- Figura 3.2.** Vista general del experimento. Se observa el detalle de los diversos tipos de canopeos compuestos por monoculturas de alfalfa (AA) y de festuca ecotipo de crecimiento continental (FC) (cv. Palenque Plus) y ecotipo de crecimiento mediterráneo (FM) (cv. Flecha), y para las respectivas mezclas binarias de ambas especies y ecotipos. **49**
- Figura 3.3.** Producción de biomasa aérea acumulada (kg MS ha^{-1}) durante dos años (15 períodos de crecimiento sucesivos) por componente (alfalfa y festuca) para diversos tipos de canopeos compuestos por monoculturas de alfalfa (AA) y de festuca ecotipo de crecimiento continental (FC) (cv. Palenque Plus) y ecotipo de crecimiento mediterráneo (FM) (cv. Flecha), y para las respectivas mezclas binarias de ambas especies y ecotipos. Los valores son medias \pm ES de cinco bloques. Letras minúsculas y mayúsculas distintas indican diferencias significativas en la producción de biomasa aérea de alfalfa y festuca,

respectivamente (DMS; $p < 0.05$). Símbolos diferentes (* y †) indican diferencias significativas para la producción total de biomasa aérea (DMS; $p < 0.05$).55

Figura 3.4. Producción de biomasa aérea (kg MS ha^{-1}) por período de crecimiento y por especie (alfalfa y festuca) para diversos tipos de canopeos compuestos por monoculturas de alfalfa (AA) y de festuca ecotipo de crecimiento continental (FC) (cv. Palenque Plus) y ecotipo de crecimiento mediterráneo (FM) (cv. Flecha), y para las respectivas mezclas binarias de ambas especies y ecotipos. Los valores son medias \pm ES de cinco bloques. Letras distintas indican diferencias significativas (DMS; $p < 0.05$).58

Figura 3.5. Intercepción de la radiación fotosintéticamente activa ($f\text{RFAA}$) por período de crecimiento para diversos tipos de canopeos compuestos por monoculturas de alfalfa (AA) y de festuca ecotipo de crecimiento continental (FC) (cv. Palenque Plus) y ecotipo de crecimiento mediterráneo (FM) (cv. Flecha), y para las respectivas mezclas binarias de ambas especies y ecotipos en diversos períodos de crecimiento (verano tardío, otoño 1° año, invierno, fin de invierno, primavera, primavera tardía, verano y otoño 2° año). Los valores son las medias de cinco bloques.60

Figura 3.6. Radiación fotosintéticamente activa interceptada y acumulada (RFAA ; MJ m^{-2}) por período de crecimiento para diversos tipos de canopeos compuestos por monoculturas de alfalfa (AA) y de festuca ecotipo de crecimiento continental (FC) (cv. Palenque Plus) y ecotipo de crecimiento mediterráneo (FM) (cv. Flecha), y para las respectivas mezclas binarias de ambas especies y ecotipos en diversos períodos de crecimiento (verano tardío, otoño 1° año, invierno, fin de invierno, primavera, fin de primavera, verano y otoño 2° año). Los valores son las medias \pm ES de cinco bloques. Las letras mayúsculas por encima de cada columna indican las diferencias de la comparación entre tipo de canopeos por medio de la prueba de diferencias mínimas significativas (DMS) con un valor $p < 0.05$63

Figura 3.7. Eficiencia en el uso de la radiación (EUR ; g MS MJ^{-1}) por período de crecimiento para diversos tipos de canopeos compuestos por monoculturas de alfalfa (AA) y de festuca ecotipo de crecimiento continental (FC) (cv. Palenque Plus) y ecotipo de crecimiento mediterráneo (FM) (cv. Flecha), y para las respectivas mezclas binarias de ambas especies y ecotipos en diversos períodos de crecimiento (verano tardío, otoño 1° año, invierno, fin de invierno, primavera, fin de primavera, verano y otoño 2° año). Los valores son las medias \pm ES de cinco bloques. Las letras mayúsculas por encima de cada columna indican las diferencias de la comparación entre tipo de canopeos por medio de la prueba de diferencias mínimas significativas (DMS) con un valor $p < 0.05$65

Figura 4.1. Vista general del experimento y las mediciones con el espectroradiómetro hiperspectral portátil de los índices de vegetación.91

Figura 4.2. Fracción de la radiación interceptada por el canopeo promedio ($f\text{RFAA}$) [Insertado: RFA incidente promedio (MJ d^{-1}) y temperatura promedio ($^{\circ}\text{C}$)], RFA acumulada (RFAA), eficiencia en el uso de la radiación (EUR) y producción de biomasa aérea según el tipo de coberturas forrajeras pura (alfalfa y festuca) y su mezcla en diferentes períodos de crecimiento A)- primavera, B)- primavera tardía, C)- verano y D)- otoño. Los valores son promedio \pm error estándar de cinco bloques. Las letras minúsculas representan la comparación entre coberturas forrajeras dentro de cada período de crecimiento y las letras mayúsculas representan la comparación entre períodos de crecimiento dentro de cada cobertura forrajera. Todas las comparaciones fueron realizadas con la prueba de mínimas diferencias significativas ($p < 0.05$).95

Figura 4.3. Relación entre: A)- índice de reflectancia fotoquímica (IRF) derivado de la versión original de Gamon et al 1992 ($\text{IRF}_{\text{Gamon}}$) y la eficiencia en el uso de la radiación

(EUR), y B)- rendimiento de fluorescencia inducida por el sol aparente a 760 nm ($SIF_{760/a}$) y la EUR para coberturas forrajeras contrastantes de especies puras (alfalfa y festuca) y su mezcla en diferentes períodos de crecimiento (primavera, primavera tardía, verano y otoño). Cada punto corresponde a una parcela de pastura pura o mezcla ($n=35$) en un período de crecimiento específico ($n=4$)..... **97**

Figura 4.4. Relación entre la eficiencia en el uso de la radiación (EUR) y: A)- Índice de reflectancia fotoquímica IRF derivado de MODIS usando las bandas de referencia 11 (526-536 nm) y 1 (620-670 nm) ($IRF_{MODIS_{11-1}}$), B)- IRF derivado de MODIS usando las bandas de referencia 11 (526-536 nm) y 12 (546-556 nm) ($IRF_{MODIS_{11-12}}$) y C)- IRF derivado de MODIS usando las bandas de referencia 11 (526-536 nm) y 13 (662-670 nm) ($IRF_{MODIS_{11-13}}$), para coberturas forrajeras contrastantes de especies puras (alfalfa y festuca) y su mezcla en diferentes períodos de crecimiento (primavera, primavera tardía, verano y otoño). Cada punto corresponde a una parcela de pastura pura o mezcla ($n=35$) en un período de crecimiento específico ($n=4$)..... **98**

Figura 4.5. Relación entre el índice de reflectancia fotoquímica (IRF) derivado de la versión original de Gamon et al 1992 (IRF_{Gamon}) y la eficiencia en el uso de la radiación (EUR) para coberturas forrajeras contrastantes de especies puras (alfalfa y festuca) y su mezcla en diferentes períodos de crecimiento A)- primavera, B)- primavera tardía, C)- verano y D)- otoño. Cada punto corresponde a una parcela de pastura pura o mezcla ($n=35$) en un período de crecimiento específico ($n=4$). La regresión para otoño no fue significativa ($p = 0.13$)..... **99**

Figura 4.6. Relación entre el rendimiento de fluorescencia inducida por el sol aparente a 760 nm ($SIF_{760/a}$) y la eficiencia en el uso de la radiación (EUR) para coberturas forrajeras contrastantes de especies puras (alfalfa y festuca) y su mezcla en diferentes períodos de crecimiento A)- primavera, B)- primavera tardía, C)-verano y D)- otoño. Cada punto corresponde a una parcela de pastura pura o mezcla ($n=35$) en un período de crecimiento específico ($n=4$). La regresión para otoño no fue significativa ($p = 0.49$)..... **100**

Figura 4.7. Relación entre el índice verde normalizado (IVN) y el índice de verdor (SPAD) para coberturas forrajeras contrastantes de especies puras (alfalfa y festuca) y su mezcla en el período de primavera. Cada punto corresponde a una parcela con pastura pura o mezcla ($n=35$). **101**

Figura 5.1. Esquema de las diversas modificaciones realizadas en la estructura del canopeo caracterizadas según el tipo de factor bajo estudio (manejo o genético) y según la dimensión del canopeo afectada (horizontal y vertical) y su efecto relativo sobre los componentes del modelo radiativo (f_{RFAA} y EUR). **114**

Figura 5.2. Comparación de la biomasa aérea simulada a partir de las ecuaciones generadas para estimar la eficiencia en el uso de la radiación (EUR) y la biomasa observada a campo. Las simulaciones se llevaron adelante usando dos grandes tipos de modelos, por un lado, se tomaron las estimaciones de EUR derivadas del índice de reflectancia fotoquímica (IRF) a partir de la versión original de Gamon et al (1992) (IRF_{Gamon}) o del rendimiento aparente de la fluorescencia inducida por el sol ($SIF_{760/a}$). A su vez, se incluyó el modelo calibrado por Grigera et al. (2007). Se tuvieron en cuenta dos tipos de estimaciones de la EUR: A)- Global: para todo el conjunto de datos para coberturas forrajeras de alfalfa y mezclas para el IRF_{Gamon} y todas las coberturas forrajeras (alfalfa, festuca y mezclas) para la $SIF_{760/a}$ y, B)- Estacional: para todas las coberturas forrajeras en diferentes períodos de crecimiento (primavera, primavera tardía y verano). Cada punto corresponde a una parcela de pastura pura o mezcla en un período de crecimiento específico. La línea punteada representa la relación 1:1. El ajuste del modelo

generado a partir de la EUR estimada mediante el IRF_{Gamon} fue de 0.75 tanto para la estimación global como para la estacional. En cambio, para el modelo generado a partir de la EUR estimada mediante la $SIF_{760/a}$ el R^2 fue de 0.90 para la estimación global y de 0.95 para la estimación estacional. Por último, el modelo calibrado por Grigera et al. (2007) tuvo un $R^2=0.73$ **117**

Cuadro I. Listado de variables utilizadas en toda la tesis y sus unidades, incluyendo las siglas en español e inglés.

Variable	Unidades	Siglas	
		Español	Inglés
Producción de biomasa aérea	kg MS ha ⁻¹	-	-
Proporción de hoja	%	% Hoja	% Leaf
Materia seca	%	MS	DM
Área foliar específica	cm ² hoja gramo MS ⁻¹	AFE	SLA
Índice de área foliar	Adimensional	IAF	LAI
Coefficiente de extinción lumínica	Adimensional	<i>k</i>	<i>k</i>
Radiación fotosintéticamente activa	Mj m ⁻² día ⁻¹	RFA	PAR
Fracción de la radiación fotosintéticamente activa transmitida por el canopy	Adimensional	<i>f</i> RFA _t	<i>f</i> PAR _t
Fracción de la radiación fotosintéticamente activa absorbida por canopy	Adimensional	<i>f</i> RFAA	<i>f</i> APAR
Radiación fotosintéticamente activa absorbida	Mj m ⁻² día ⁻¹	RFAA	APAR
Eficiencia en el uso de la radiación	g MS MJ ⁻¹	EUR	RUE
Relación rojo : Rojo lejano	Adimensional	R:RL	R:FR
Índice de Estabilidad	Adimensional	IE	SI
Índice de Sincronicidad	Adimensional	IS	SI
Índice verde normalizado	Adimensional	IVN	NDVI
Índice de reflectancia fotoquímica	Adimensional	IRF	PRI
Fluorescencia de clorofila inducida por el sol	wm ⁻² nm ⁻¹ sr ⁻¹	SIF	SIF
Rendimiento de fluorescencia aparente	Adimensional	SIF _{760/a}	SIF _{760/a}

RESUMEN

La estructura del canopeo incide sobre los componentes del modelo radiativo de producción de biomasa: la fracción de la radiación fotosintéticamente activa incidente que es absorbida ($fRFAA$) y la eficiencia en el uso de la radiación (EUR). En alfalfa, a igual densidad de plantas, la producción de biomasa disminuye por el aumento en la distancia entre hileras a la siembra (plano horizontal del canopeo). Características foliares diferenciales, como cultivares multifoliados de alfalfa y la inclusión en mezclas de ecotipos de festuca, pueden modificar el plano vertical del canopeo. Por otra parte, el uso de información satelital ha permitido generar buenas estimaciones de la $fRFAA$, pero es menos conocida la relación entre la EUR e índices específicos como el Índice de Reflectancia Fotoquímica (IRF) y la fluorescencia de clorofila emitida por las plantas (SIF). El objetivo general de la tesis fue estudiar el efecto de factores estructurales del canopeo en la acumulación de biomasa aérea, así como en la capacidad de datos ópticos para mejorar la estimación remota de la biomasa utilizando el modelo radiativo como marco teórico de análisis. Las variaciones en el sentido horizontal mediante la distancia entre las hileras de siembra (16 vs. 32 cm) y vertical mediante la foliosidad del cultivar (trifoliado y multifoliado) demostraron un mejor comportamiento del cultivar multifoliado de alfalfa al sostener similar $fRFAA$, relación Rojo:Rojo lejano, índice de área foliar, EUR, y por ende similar producción de biomasa aérea ante cambios en la distancia entre las hileras de siembra. En contraste, el cultivar trifoliado en la distancia entre las hileras de siembra más espaciada disminuyó la producción de biomasa aérea. La inclusión de festuca en alfalfa en la mezcla, determinó similar estabilidad productiva que la alfalfa pura, aunque por diferentes mecanismos (menor $fRFAA$ y mayor EUR). La EUR pudo ser estimada mediante el índice de vegetación SIF. En cambio, el IRF fue afectado por la cobertura y la estación, lo cual tendría que ver con una respuesta

constitutiva (contenido de pigmentos) y principalmente con la estructura del canopeo, que distorsionan la relación con la fotosíntesis. En cambio, para la SIF pudo establecerse una relación global no afectada por la cobertura forrajera y en menor medida por la estacionalidad, seguramente por una relación más directa con la fotosíntesis. La información generada aporta en la comprensión de las variaciones de la estructura, funcionamiento y prospección de canopeos forrajeros en ambientes templados.

Palabras clave: Modelo radiativo; Ecofisiología de pasturas; Mezclas forrajeras; Arquitectura del canopeo

Production of alfalfa pastures from absorbed radiation: effects of the horizontal and vertical structure and foliosity of the canopy

ABSTRACT

Canopy structure influences biomass radiation model components: the fraction of absorbed incident photosynthetically active radiation (f PAR) and the radiation use efficiency (RUE). In alfalfa, at similar plant density, biomass production decreases due to wider row spacings (horizontal dimension of the canopy). Differential foliar attributes (multifoliate alfalfa cultivars and tall fescue ecotypes addition in mixtures) can change the vertical dimension of the canopy. On the other hand, spectral information allowed the development of accurate f PAR estimates, but it is less known the relationship between RUE and spectral indices as the photochemical reflectance index (PRI) and the solar-induced chlorophyll fluorescence (SIF). The general objective of this thesis was to study canopy structural factors effects on aerial biomass accumulation, and in the capacity of optical data to improve remote biomass estimation using the radiation model as theoretical framework. Variations in the horizontal dimension through row spacing (16 vs. 32 cm) and in the vertical dimension through cultivar foliosity (trifoliate and multifoliate) demonstrate a better performance of the multifoliate cultivar, that hold f PAR, Red : FarRed, leaf area index and RUE, and as a result aerial biomass production in both row spacings. In contrast, trifoliate cultivar had a reduced aerial biomass production in the wider spacing. Vertical variation in the canopy structure caused by tall fescue inclusion in the mixture resulted in similar aerial biomass stability in comparison with pure alfalfa, but through different mechanisms (lower f PAR and higher RUE). The RUE was estimated through the vegetation index SIF. Instead, the PRI was influenced by canopy cover and season and this may be related to the constitutive response (pigment

content) and mainly canopy structure, which alter the relationship with photosynthesis. Contrasting, for the SIF a global relationship could be established independent of forage cover and less influenced by seasonality, probably due to a more direct association with photosynthesis. The information generated support an insightful understanding of structural variations, functioning and prospecting of forage canopies in temperate environments.

Key words: Radiative model; Pastures ecophysiology; Forage mixtures; Canopy architecture.

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1. Antecedentes

El conocimiento de la productividad forrajera, sus parámetros y variación son importantes para la planificación de sistemas ganaderos de base pastoril. A través del modelo radiativo desarrollado por Monteith (1977) es posible describir la dinámica de la producción de la biomasa aérea o total como el triple producto entre la radiación fotosintéticamente activa incidente (RFA o PAR, por su sigla en inglés) (Cuadro I), la fracción de esta que es absorbida por el canopeo (f RFAA o f APAR, por su sigla en inglés) y su conversión en biomasa aérea o total (*i.e.* eficiencia en el uso de la radiación, EUR o RUE, por su sigla en inglés). El primer componente, la RFA, es una variable climática asociada al sitio, definida por la latitud, la época del año, la nubosidad y la posición topográfica (Spitters et al. 1986). El segundo componente, la f RFAA, es determinado por la estructura del canopeo, caracterizada por el índice de área foliar (IAF o LAI, por su sigla en inglés) y el coeficiente de extinción lumínica (k) que indica la atenuación de la radiación dentro del canopeo (Flènet et al. 1996). La EUR está asociada principalmente al proceso de fotosíntesis neta, es decir el balance entre la fotosíntesis bruta y la respiración, y es definida en mayor medida por la especie, el estatus de nitrógeno y agua del cultivo, y también por la estructura del canopeo y la calidad de la radiación (Sinclair y Horie 1989). La EUR puede ser total, que incluye toda la biomasa producida, o puede ser aérea, que considera sólo la biomasa aérea. Es decir, la EUR aérea es siempre menor a la EUR total ya que para una misma cantidad de radiación absorbida se está afectando solo por la producción de biomasa aérea. En el caso de pasturas perennes el componente de producción de biomasa a estructuras subterráneas es importante y variable durante el año,

este componente es conocido como partición, y alcanza valores mayores durante el otoño y menores en la primavera (Brown et al. 2006). La partición hacia estructuras subterráneas en pasturas perennes representa un potencial de fijación de carbono en los suelos, que puede proveer un servicio ecosistémico, además del valor productivo de estos recursos forrajeros, sin embargo este aspecto no fue estudiado en esta tesis.

Bajo este enfoque ecofisiológico se han realizado diversos estudios en alfalfa como caracterizaciones descriptivas de la especie (Gosse et al. 1986; Khaiti y Lemaire, 1992) y su estacionalidad (Brown et al. 2006), diferenciaciones entre estadios juveniles y adultos (Thiébeau et al. 2011; Teixeira et al. 2011), efectos de la disponibilidad de agua (Durand et al. 1989; Collino et al. 2005), sombreado artificial representando sistemas silvo-pastoriles (Varella et al. 2011), arreglo espacial del canopeo manipulando la distancia entre hileras a la siembra (Mattera et al. 2013) y frecuencia de defoliación (Teixeira et al. 2007a, 2007b y 2008). Sin embargo, no se ha estudiado el impacto de diferentes estrategias como la foliosidad del cultivar y la asociación con otras especies forrajeras que pueden generar variaciones en la estructura tanto horizontal como vertical del canopeo de alfalfa, y a su vez afectar la dinámica de los componentes del modelo radiativo de producción de biomasa. En diferentes especies, se ha observado que el componente EUR del modelo suele ser estable entre diferentes cultivares (Sinclair y Muchow 1999), lo que permite suponer que las diferencias entre cultivares de alfalfa se relacionen en mayor medida con la f RFAA. Por otra parte, existen trabajos donde se estudian los efectos de las variaciones en la estructura del canopeo por asociar especies en mezclas binarias entre gramíneas y leguminosas aunque con respuestas diferentes según las especies. En ambientes templados, en la asociación de raigrás perenne (*Lolium perenne*) y trébol blanco (*Trifolium repens*) los cambios en la estructura del canopeo producidos por la fertilización determinan compensaciones entre la RFAA y la EUR (Faurie et al.

1996). En cambio en ambientes tropicales, en la asociación de *Digitaria decumbens* y *Arachis pintoii* no existieron dichas compensaciones (Cruz y Sinoquet 1994). En un ambiente de alta fertilidad, la asociación entre especies como raigrás perenne, trébol blanco, trébol rojo (*Trifolium pratense*) y achicoria (*Cichorium intybus*) produjo efectos positivos en la productividad por la complementariedad, aunque sin un patrón claro en ninguno de los componentes del modelo radiativo (Husse et al. 2016). La dependencia de la especie en la respuesta justifica el estudio en la mezcla de alfalfa con festuca ya que tienen características diferenciales a los estudios previos; la alfalfa tiene un porte erecto con una estructura ramificada y elongación del eje principal (Faverjon et al. 2017) y la festuca se diferencia del raigrás perenne por su mayor resistencia a la sequía estival (Anderson et al. 1982). En la presente tesis doctoral se estudia por primera vez cómo las variaciones en la estructura del canopeo horizontal (distancia entre hileras a la siembra) y vertical (cultivares con diverso grado de foliosidad y composición específica de las pasturas base alfalfa) inciden sobre los componentes del modelo radiativo que determinan la producción de biomasa aérea, su relación con los índices espectrales más utilizados y con la fluorescencia de clorofila emitida por el canopeo, para la mejora en la estimación de la productividad forrajera mediante sensores remotos.

1.2. Variaciones en la estructura horizontal y vertical de un canopeo forrajero

El arreglo espacial de las plantas modifica la estructura del canopeo en su dimensión horizontal (Mattera et al. 2009 y 2013), y es caracterizado a través del mayor o menor índice de rectangularidad, que es el cociente entre la distancia entre las hileras de siembra y la distancia entre plantas dentro de la hilera (Willey y Heath 1969). De esta forma, un índice igual a 1 indica equidistancia entre las plantas, arreglo espacial cuadrado, y a medida que el índice se aleja de la unidad el arreglo se hace más rectangular. En pasturas

puras de alfalfa al acercar la distancia entre las hileras de siembra (dimensión horizontal) la distribución de las plantas es más equidistante, y produce aumentos tanto en la $fRFAA$ como en la EUR, y como consecuencia también en la producción de biomasa aérea (Mattera et al. 2013). En dicho trabajo se cuantificó que las distancias entre hileras a la siembra más cercanas (hasta 15 cm), arreglos espaciales más cuadrados, incrementaron hasta un 40% la producción de biomasa aérea asociado a mejoras tanto en la $fRFAA$ como en la EUR. De esta forma, se pudo establecer que ambos mecanismos intervienen en el aumento de la producción de biomasa aérea en las distancias entre hileras a la siembra más cercanas. Por un lado, un adelantamiento en el cierre del canopeo en distancias entre hileras a la siembra cercanas aportó al incremento de la $fRFAA$ en cada uno de los períodos de crecimiento estudiados. Por el otro lado, en distancias entre hileras a la siembra más cercanas (hasta 15 cm) se incrementó la EUR, lo cual estuvo asociado a un incremento de IAF, lo que brindaría las condiciones de intensidad lumínica (intermedias) para que el canopeo de la alfalfa se encuentre en mayores niveles de eficiencia fotosintética cuántica, debido a que a mayor IAF, menor proporción de las hojas se encuentran en saturación lumínica. Sin embargo, existen atributos foliares (estructura vertical del canopeo) que podrían atemperar dichos efectos, como el uso de cultivares del tipo multifoliados (Odorizzi et al. 2015), que al tener hojas con mayor cantidad de folíolos podría llegar a compensar los efectos negativos debidos a una distancia entre hileras a la siembra más espaciada (estructura horizontal del canopeo). A mi entender (y en base a una exhaustiva búsqueda bibliográfica) no hay antecedentes publicados sobre los efectos de la presencia de hojas multifoliadas en los parámetros asociados a la producción de biomasa en diversos tipos de canopeo generados mediante cambios en la distancia entre hileras a la siembra. Se espera que canopeos de cultivares multifoliados presenten un mayor IAF y un coeficiente de extinción lumínica k más alto (asociado a canopeos más

horizontales, es decir con una mayor cobertura del plano horizontal del canopeo). Las mediciones realizadas en el primer experimento de esta tesis han permitido estudiar el comportamiento del componente genético multifoliado ante cambios de la estructura horizontal del canopeo ahondando en los mecanismos ecofisiológicos intervinientes.

La inclusión de una gramínea forrajera en una pastura base leguminosa modifica la estructura del canopeo en el plano vertical por los atributos específicos de cada especie. En canopeos de trébol blanco y raigrás perenne (Faurie et al. 1996), según el nivel de fertilización nitrogenada, cambia la especie forrajera que resulta sombreada (*i.e.* con bajo nivel de nitrógeno la gramínea es la especie sombreada, mientras que con alto nivel de nitrógeno pasa a ser sombreada la leguminosa). En dicho ensayo se evidenció que en la especie sombreada ocurre compensación de la menor $fRFAA$ a través de incrementos en la EUR. En cambio, en un ambiente tropical el sombreado producido por la inclusión de *Digitaria decumbens*, gramínea con síndrome C_4 , sobre la leguminosa rastrera *Arachis pinto*i redujo la $fRFAA$ de la leguminosa sin afectar la EUR, es decir sin compensar entre la $fRFAA$ y la EUR, resultando entonces en menor producción de biomasa de esta leguminosa (Cruz y Sinoquet 1994). En un trabajo reciente, Husse et al. (2016) sugiere que la mayor producción de biomasa aérea en las asociaciones de trébol rojo, trébol blanco, raigrás perenne y achicoria se relaciona a la mayor complementariedad estacional, es decir que las especies crecen en distintos momentos en la mezcla, y no a mejoras en la $fRFAA$ al combinar especies planófilas y erectófilas. Sin embargo, en el estudio se analiza el aporte de biomasa aérea en términos de especie, pero podría haber diferencias entre cultivares de una misma especie, y por otra parte el segundo componente del modelo radiativo, la EUR, no fue exhaustivamente analizado. Una gramínea típicamente asociada con alfalfa como la festuca (Maddaloni y Ferrari 2005; Basigalup et al. 2007; Scheneiter y Améndola 2009; Maamouri et al. 2015; Maamouri et al. 2017) posee hojas más erectas

lo cual resulta en una menor atenuación de la radiación dentro del canopeo, es decir más radiación llega a los estratos inferiores del canopeo, lo cual puede ser cuantificado a través del coeficiente de extinción lumínica (k). Para festuca y de acuerdo al cultivar utilizado, el k puede variar entre 0.3 y 0.6 (Sugiyama et al. 1985), valores relativamente bajos en comparación con la alfalfa que tiene un k de 0.81 (Teixeira et al. 2007b). En la presente tesis doctoral se indujeron modificaciones en la estructura vertical del canopeo a través de la asociación de estas especies (*i.e.* alfalfa y festuca) contrastantes en términos de su morfología aérea, considerándolo como un modelo general de canopeo forrajero templado. A diferencia del trabajo de Husse et al. (2016), la festuca y la alfalfa se complementan temporalmente en forma menos solapada que las especies utilizadas por dichos autores, y esta separación en el tiempo entre el crecimiento de una y otra especie puede ser aún mayor dependiendo del tipo de cultivar de festuca utilizado (mediterráneo: más concentrado hacia el invierno-primavera, es decir menos solapado con el crecimiento de la alfalfa). La inclusión de una gramínea en la pastura puede incidir sobre la dinámica de crecimiento tanto a través de cambios en la estacionalidad como en la estructura del canopeo definida por cambios en el coeficiente de extinción lumínica (k). En el segundo experimento de la presente tesis, incluimos en una pastura base alfalfa dos cultivares de festuca, uno más solapado y otro menos solapado con la alfalfa, de forma tal de evaluar y discutir en conjunto el solapamiento estacional y la estructura vertical (k) del canopeo. Sorprendentemente, aún se desconoce cómo se explica el cambio funcional (biomasa por componente, índice de área foliar) y de los componentes del modelo radiativo (en particular las variaciones del f RFAA y la EUR) ante la inclusión de una gramínea templada en la estructura vertical del canopeo de la leguminosa templada más utilizada en pasturas de todo el mundo, la alfalfa.

1.3. Uso de sensores remotos para la estimación de la productividad forrajera

Los índices espectrales derivados de sensores remotos son herramientas que pueden utilizarse para la estimación de variables biofísicas y funcionales de la vegetación (*e.g.* biomasa, IAF, rendimiento, productividad, estatus nutricional, entre otros) (Thenkabail et al. 2000). Por lejos, el índice verde normalizado (IVN o NDVI, por su sigla en inglés) es el más utilizado y es un indicador de la cobertura verde (fotosintéticamente activa) del suelo. Este índice puede ser utilizado a diferentes escalas espaciales, desde un parche (Mayhew et al. 1984; Gallo et al. 1985; Law y Waring 1994; McNaughton et al. 1996) hasta el conjunto de la superficie terrestre (Asrar et al. 1985; Los et al. 2000; Tucker y Sellers 1986). Mediante calibraciones, entre la f RFAA estimada a campo e información satelital, se ha logrado estimar adecuadamente la absorción de radiación de recursos forrajeros (Grigera et al. 2007) y cultivos en secano (Caride et al. 2012), a través del uso del IVN. Por lo tanto, para lograr una adecuada estimación de la producción forrajera sólo hace falta el conocimiento de la EUR.

Hasta el momento, los sistemas de estimación de producción forrajera a partir de imágenes satelitales utilizan en su mayoría ecuaciones lineales para transformar la radiación absorbida (la cual es previamente derivada del IVN) en producción de materia seca. Dependiendo del recurso forrajero se desarrollaron ecuaciones particulares con EUR diferentes; para las pasturas de loma y media loma la EUR utilizada fue mayor ($0.6 \text{ g MS MJ}^{-1} \text{ m}^{-2}$) que para pasturas de bajos ($0.27 \text{ g MS MJ}^{-1} \text{ m}^{-2}$) (Grigera et al. 2007) y que para pastizales de especies C_3 en la estepa patagónica ($\text{EUR} = 0.54 \text{ g MS MJ}^{-1} \text{ m}^{-2}$) (Irisarri et al. 2012). Sin embargo, se han detectado variaciones estacionales en la EUR asociadas a controles ambientales (Piñeiro et al. 2006); en dos pastizales de la Pampa Deprimida la EUR fluctuó entre 0.2 y $1.2 \text{ g MS MJ}^{-1} \text{ m}^{-2}$, lo cual fue asociado a variaciones estacionales en la precipitación y en la temperatura. En pasturas base alfalfa

también se han evidenciado variaciones estacionales en la EUR (Brown et al. 2006, Mattera et al. 2013). La EUR estimada a partir de la producción de biomasa aérea disminuye hacia el otoño por una mayor partición a estructuras subterráneas (Brown et al. 2006; Mattera et al. 2013), así como variaciones relacionadas a la temperatura hallando el valor óptimo de EUR en los 21.3 °C (Collino et al. 2005). Adicionalmente, factores de manejo pueden afectar la EUR como la frecuencia de defoliación (Teixeira et al. 2008), el pastoreo afectó negativamente los valores EUR a mediados de verano por una menor tasa de fotosíntesis en las plantas cortadas con mayor frecuencia; y la distancia entre hileras a la siembra, con un patrón óptimo de la EUR alcanzando su máximo en la distancia de 15 cm entre hileras de siembra (Mattera et al. 2013).

Las variaciones en la EUR tanto estacionales como por el manejo del pastoreo justifican la estimación de este componente mediante sensores remotos lo cual resultaría de gran utilidad para mejorar las estimaciones de producción forrajera mediante información satelital. En este sentido los índices espectrales que correlacionan con la disipación del exceso de energía en la etapa fotoquímica de la fotosíntesis parecen ser buenos predictores de la EUR. El uso del índice de reflectancia fotoquímica (IRF o PRI, por su sigla en inglés) derivado de cambios en los valores de la reflectancia a 531 nm, se encuentra relacionado con el ciclo de las xantofilas, pigmentos asociados a la disipación térmica del exceso de energía que las plantas no pueden utilizar en la fotosíntesis. Este índice correlaciona con la EUR en diversas especies (Gamon et al. 1997; Garbulsky et al. 2011). Más aun, se ha hallado que en pastizales naturales es un buen estimador de la EUR ante cambios en la disponibilidad de recursos (*i.e.* riego, sequía y fertilización), en particular en etapas tempranas del período de crecimiento para luego ser marcadamente afectado por la acumulación de biomasa senescente en el canopeo (Vassallo, 2015). La otra forma de disipación de la energía no utilizada en la fotosíntesis es a través del proceso

de emisión de fluorescencia de clorofila inducida por el sol (SIF), que está correlacionado con el IRF y con la fotosíntesis en canopeos puros con síndromes fotosintéticos diferentes (Cordon et al. 2016) y con la EUR en cultivos anuales como maíz (*Zea mays*) (Damm et al. 2010; Cheng et al. 2013) y arroz (*Oryza sativa*) (Rossini et al. 2010) por lo que se espera que esté también correlacionado con la EUR al nivel del canopeo en especies forrajeras, lo cual aún no ha sido estudiado. La señal SIF a nivel de canopeo puede estar afectada por distintos factores, por un lado por la cantidad de RFA y su f RFAA, luego por el rendimiento cuántico de la emisión de fluorescencia a nivel de fotosistema (componente asociada a la regulación fisiológica), y por último, la probabilidad de escape de esta fluorescencia desde los fotosistemas hasta el sensor (asociado a la estructura de la hoja y la cubierta vegetal) (Dechant et al. 2020). En la presente tesis se analiza el comportamiento del IVN, el IRF y la fluorescencia de clorofila y las relaciones entre la f RFAA y el IVN, y entre la EUR y el IRF o la fluorescencia de clorofila, ante variaciones en la estructura horizontal y vertical del canopeo, y la estacionalidad. Con la finalidad de conocer su adecuación para pasturas base alfalfa y de esta forma aportar conocimiento teórico y práctico para mejorar la estimación satelital de la producción forrajera. La novedad de lo abordado en esta tesis reside en que se validará para otro tipo de recurso forrajero, ya que se trata en este caso de una pastura de alta producción manejada de modo tal de evitar la senescencia, a través del criterio del tiempo térmico que considera la vida media foliar de la festuca, simulando un pastoreo rotativo ajustado, en comparación con Vassallo (2015) que evalúa pastizales naturales con niveles de senescencia elevados. En relación con el trabajo de Garbulsky et al. (2011), el mismo realiza una revisión en múltiples ecosistemas con un enfoque diferente, a nivel de ecosistema, y estimando la EUR mediante el uso de torres de *Eddy covariance*; y en esta tesis planteo la medición directa de la EUR al nivel de canopeos homogéneos de diversos recursos forrajeros.

Además, se compara la estimación de la EUR por fluorescencia de clorofila *vs.* índices espectrales derivados de los espectros de reflectancia de los canopeos, que en base a la búsqueda bibliográfica exhaustiva realizada no fue estudiada hasta el momento. Por último, el trabajo tiene el aporte original de ver si los índices se ajustan de forma general o tienen parámetros específicos por estación del año o tipo de canopeo forrajero.

1.4. Objetivos

El objetivo general de la tesis fue estudiar el efecto de factores estructurales del canopeo en la acumulación de biomasa aérea, así como en la capacidad de datos ópticos para mejorar la estimación remota de la biomasa utilizando el modelo radiativo como marco teórico de análisis.

Y los objetivos específicos fueron los siguientes:

1. Comprender la dinámica de la producción de biomasa aérea y los componentes del modelo radiativo (f RFAA y EUR) ante cambios en la estructura del canopeo en su dimensión horizontal (distancia entre hileras a la siembra), en su dimensión vertical (grado de foliosidad) y en la interacción entre ambas dimensiones.

2. Comprender la dinámica de la producción de biomasa aérea y los componentes del modelo radiativo (f RFAA y EUR) ante cambios en la estructura vertical del canopeo causados por la composición específica de la pastura (especies y cultivares con rasgos diferenciales).

3. Estimar el componente del modelo radiativo EUR mediante índices de vegetación (IRF y SIF) en diversos períodos de crecimiento en canopeos forrajeros contrastantes manejados bajo un criterio de defoliación definido mediante el tiempo térmico (baja senescencia).

Para cumplir el objetivo general se plantearon tres capítulos experimentales en los que se abordaron cada uno de los objetivos específicos para analizar los distintos aspectos de la estructura del canopeo forrajero (en su dimensión horizontal y vertical) y en la estimación de la producción de forraje mediante índices de vegetación que pueden ser

luego obtenidos en forma satelital. De esta forma, en el primer capítulo de resultados (CAPITULO II) se aborda la interacción entre la dimensión horizontal (distancia entre hileras a la siembra) y vertical (componente genético: trifoliado vs. multifoliado) del canopeo sobre los componentes del modelo radiativo de producción de biomasa. En el segundo capítulo de resultados (CAPITULO III) se aborda el efecto de la inclusión de una especie gramínea de porte erecto y sus ecotipos (mediterráneo y/o continental) con atributos foliares diferenciales en la estructura del canopeo y como se afecta la dinámica de los componentes del modelo radiativo. Finalmente, en el tercer capítulo de resultados (CAPITULO IV) se analizan las relaciones entre los componentes del modelo radiativo de la eficiencia en el uso de la radiación (EUR) y los índices de vegetación: Índice de reflectancia fotoquímica (IRF) y fluorescencia de clorofila inducida por el sol (SIF), para evaluar la posibilidad de ser usados como estimadores de la EUR en canopeos de pasturas templadas con variaciones estructurales en diferentes estaciones del año. A modo de análisis conjunto de los capítulos experimentales, se discuten en el último capítulo los resultados principales (CAPITULO V) analizando el impacto de las dimensiones del canopeo en su conjunto, su impacto productivo y la posibilidad de ser estimadas en forma remota, considerando implicancias productivas y tecnológicas.

1.5. Hipótesis

Las hipótesis puestas a prueba en la presente tesis son las siguientes:

1. El uso de cultivares de alfalfa con mayor grado de foliosidad (dimensión vertical) permite compensar reducciones en la $fRFAA$ y por lo tanto en la producción de biomasa aérea generadas por distancias entre hileras de siembra espaciadas, arreglos espaciales más rectangulares (dimensión horizontal), es decir una interacción entre ambas dimensiones del canopeo.
2. La inclusión de gramíneas forrajeras (*i.e.* festuca) con diversa estacionalidad en una pastura base alfalfa aumenta la estabilidad temporal de la $fRFAA$ y de la EUR.
3. La inclusión de gramíneas forrajeras (*i.e.* festuca) con diversa estacionalidad en una pastura base alfalfa reduce la $fRFAA$ y la EUR potencial del canopeo.
4. La inclusión de gramíneas forrajeras (*i.e.* festuca) ecotipo mediterráneo en una pastura base alfalfa aumenta la estabilidad estacional de la producción de biomasa aérea porque mantiene la $fRFAA$ y la EUR a lo largo del año.
5. El IRF y la SIF permiten estimar la EUR en pasturas perennes base alfalfa a pesar de los cambios en la estructura vertical del canopeo (*i.e.* inclusión de gramíneas forrajeras).

En primer lugar, esta tesis doctoral contribuirá a la comprensión de los mecanismos que determinan la estructura del canopeo de una pastura templada y cómo esto incide en la captura y eficiencia de uso de la radiación, contemplando la variación estacional de las mismas. En segundo lugar, permitirá analizar el potencial productivo y la estabilidad estacional de canopeos forrajeros templados con diversa estructura por la inclusión de una gramínea. Por último, aportará información acerca de índices de vegetación como el IRF y la SIF en canopeos forrajeros templados con diferente estructura en diversas estaciones del año y se profundizará en el análisis del potencial uso de los mismos como estimadores de la EUR.

CAPITULO II

DINÁMICA TEMPORAL DE LA INTERACCIÓN ENTRE LA ESTRUCTURA HORIZONTAL Y VERTICAL DEL CANOPEO EN PASTURAS DE ALFALFA

2.1. INTRODUCCIÓN

2.1.1. Antecedentes

El arreglo espacial de una pastura es definido por la distribución de las plantas en el plano horizontal (dimensión horizontal) y surge de la densidad de siembra y la distancia entre hileras a la siembra. El aumento de la densidad de siembra o densidad de plantas genera un efecto positivo sobre la producción de biomasa aérea (Volenec et al. 1987) con una respuesta de tipo saturación (*i.e.* plateau), ya que una vez que se alcanza un determinado número de plantas el incremento en la densidad no afecta la producción de biomasa aérea (Romero et al. 1991). En cambio, la respuesta a la distancia entre hileras a la siembra es de tipo óptima (Mattera et al. 2009 y 2013), ya que el alejamiento entre hileras reduce el aprovechamiento de la radiación mientras que un acercamiento excesivo incrementa la competencia intraespecífica. La combinación de la densidad y la distancia entre hileras a la siembra determinarán la dimensión horizontal del canopeo, es decir la implantación de la pastura en una estructura horizontal óptima para el logro de una cobertura del suelo que favorezca la captura de la radiación y la producción de biomasa. Por otra parte, los atributos foliares del canopeo determinan la distribución de las hojas en el plano vertical (dimensión vertical). Una mayor foliosidad del canopeo por la presencia de hojas con mayor cantidad de folíolos (*i.e.* hojas multifoliadas) (Odorizzi et al. 2015), podría generar cambios en la dimensión vertical del canopeo, con efectos interactivos con la dimensión horizontal del canopeo forrajero.

El marco conceptual del aprovechamiento de la radiación desarrollado por Monteith (1977) analiza la producción de biomasa como el resultado del producto entre la radiación incidente, la fracción de la radiación fotosintéticamente activa (RFA o PAR, por su sigla en inglés) que es interceptada mediante el canopeo (f RFAA o f APAR, por su sigla en inglés) y la eficiencia en el uso de la radiación (EUR o RUE, por su sigla en inglés). La f RFAA está relacionada a atributos de la arquitectura del canopeo (Boote y Loomis 1991): el índice de área foliar (IAF o LAI, por su sigla en inglés) y la distribución del área foliar que determina la extinción de la radiación dentro del canopeo, representada por el coeficiente de extinción lumínica (k). En pasturas de alfalfa se ha demostrado que los incrementos en la producción de biomasa aérea en distancias entre hileras a la siembra cercanas (15 cm) se debieron a una mejora en ambos componentes del modelo radiativo (Mattera et al. 2013), es decir tanto en la interceptación como en la eficiencia de uso de la radiación. A medida que se acercaron las hileras de siembra se produjo un cierre más temprano del canopeo lo cual derivó en una mayor interceptación de la radiación en el transcurso de los períodos de crecimiento, con una respuesta de tipo lineal en el incremento de la radiación interceptada a medida que disminuía la distancia entre hileras a la siembra. Por otra parte, la EUR mostró una respuesta de tipo óptima, a medida que disminuyó la distancia entre las hileras de siembra, con un valor óptimo entre hileras de siembra (15 cm). Los tratamientos con distancias entre hileras a la siembra más espaciadas tuvieron menos IAF, lo cual podría haber explicado los menores valores de EUR porque una mayor proporción de las hojas se hallaba en saturación lumínica, lo cual reduce la eficiencia cuántica de la fotosíntesis. En las distancias entre hileras a la siembra menores (10 cm), se acentuaron procesos de senescencia por sombreado excesivo que también impactó negativamente en el estatus de nitrógeno de las hojas (clorosis) y por

ende en la EUR, lo cual era esperable ya que la alfalfa es una especie descripta como no tolerante al sombreado (Varela et al. 2011).

En relación al componente genético, existen antecedentes de variaciones en la estructura del canopeo asociadas a la elección del cultivar, como por ejemplo en el caso del cultivo de maíz: Maddonni et al. (2001) identificó cultivares más plásticos o más rígidos, en relación a su capacidad de adaptarse a una mayor distancia entre las hileras reacomodando las hojas mediante el ángulo azimutal de las mismas, cuando el IAF estuvo por debajo del máximo, es decir en condiciones de relativamente baja cobertura e intercepción. Para el caso de la alfalfa, existen diferentes atributos foliares que pueden modificar la estructura vertical del canopeo y así atemperar efectos desfavorables de la mayor distancia entre hileras a la siembra, como el uso de cultivares del tipo multifoliados (Odorizzi et al. 2015), que al tener hojas con mayor cantidad de folíolos podría llegar a compensar efectos funcionales negativos debidos al arreglo espacial más rectangular (*i.e.* la estructura horizontal del canopeo). Las variaciones en el número de folíolos de cada hoja, cultivares típicos trifoliados (tres folíolos por hoja) versus cultivares con expresión multifoliada (más de tres folíolos por hoja), fue relacionado con la propiedad emergente de mayor foliosidad a nivel del canopeo para aquellos cultivares multifoliados (Etzel et al. 1988; Volenec y Cherney, 1990), pero sin una mejora en la calidad del forraje (Volenec y Cherney, 1990).

Por otra parte, la EUR se encuentra directamente relacionada con la fotosíntesis a nivel del canopeo (Sinclair y Muchow 1999) y es influenciada en mayor medida por la especie, el estatus hídrico y de nitrógeno, y en menor medida por la calidad de la radiación, y las características estructurales del canopeo. Si bien los antecedentes indican una mayor EUR asociada a un IAF más elevado en distancias entre hileras a la siembra más cercanas (Mattera et al. 2013), el atributo de plantas con mayor expresión de hojas

multifoliadas presentó un comportamiento variable en cuanto a la fotosíntesis neta, siendo similar o inferior a un cultivar trifoliado (Etzel et al. 1988), lo cual los autores proponen como hipótesis que la menor fotosíntesis pudo deberse a un mayor solapamiento entre folíolos. Estos antecedentes conducen a esperar que el atributo multifoliado no produzca marcados efectos sobre el componente EUR.

En este capítulo se planteó un diseño experimental considerando la combinación de distancias entre hileras a la siembra (dimensión horizontal del canopeo) y el grado de foliación mediante el uso de cultivares trifoliados y multifoliados (dimensión vertical del canopeo), de modo de estudiar los efectos y compensaciones entre ambas dimensiones sobre los componentes del modelo radiativo de producción de biomasa. En términos prácticos, se busca aportar conocimiento de los efectos del componente genético de atributos foliares a la problemática del uso de sembradoras de pasturas en nuestro país, incluyendo alfalfa, que no son diseñadas para la siembra de pasturas sino para cultivos de granos, especialmente trigo, con mayor distancia entre los cuerpos de siembra, *i.e.* 21 cm entre hileras, que los recomendados para la implantación de pasturas.

2.1.2. Objetivo

Comprender la dinámica de la producción de biomasa aérea y los componentes del modelo radiativo (f RFAA y EUR) ante cambios en la estructura del canopeo en su dimensión horizontal (distancia entre hileras a la siembra), en su dimensión vertical (grado de foliosidad) y en la interacción entre ambas dimensiones.

2.1.3. Hipótesis

Hipótesis 1: El uso de cultivares de alfalfa con mayor grado de foliosidad (dimensión vertical) permite compensar reducciones en la f_{RFAA} y por lo tanto en la producción de biomasa aérea generadas por distancias entre hileras de siembra espaciadas, arreglos espaciales más rectangulares (dimensión horizontal), es decir una interacción entre ambas dimensiones del canopeo.

2.2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.2.1. Sitio experimental

El experimento de campo abarcó dos años completos de crecimiento, desde junio de 2012 a junio de 2014, en la Estación Experimental Agropecuaria (EEA) Rafaela (31°12' Latitud Sur; 61°30' Longitud Oeste) del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA) en el Centro-Oeste de la provincia de Santa Fe, Argentina. El clima de la región es sub-húmedo a húmedo y mesotermal con una temperatura media anual de 19.2° C, la temperatura media del mes más frío (Julio) de 12.1°C y la temperatura media del mes más cálido (Enero) de 26.2°C, con una lluvia anual acumulada de 955 mm (promedio para el período 1930-2012). Las precipitaciones fueron abundantes durante ambos años experimentales, con lluvias extraordinarias en la primavera del primer año (Figura 2.1). Los años 2012 y 2014 fueron más húmedos que el promedio histórico (1930-2013) (1244 mm y 1173 mm vs. 952 mm), en cambio el 2013 fue similar al promedio histórico (945 mm vs. 952 mm, respectivamente). Los meses con mayores diferencias (lluvias inferiores al promedio histórico) fueron enero y marzo de 2013. El experimento se llevó a cabo en un lote con suelo Argiudol típico, Serie Rafaela (Mosconi et al. 1981). Previo al momento de la siembra se efectuó un muestreo del suelo hasta una profundidad de 15 cm. El mismo

presentó un contenido de materia orgánica de 2.8% (Walter & Black micro), pH actual (en agua) de 6.5 y 33 ppm de fósforo extractable (Bray y Kurtz 1) condiciones óptimas de fertilidad para el cultivo de alfalfa (Basigalup et al. 2007). El suelo se preparó mediante labranza convencional con dos labores de rastra de discos y una labor con rastra de dientes para uniformar el terreno.

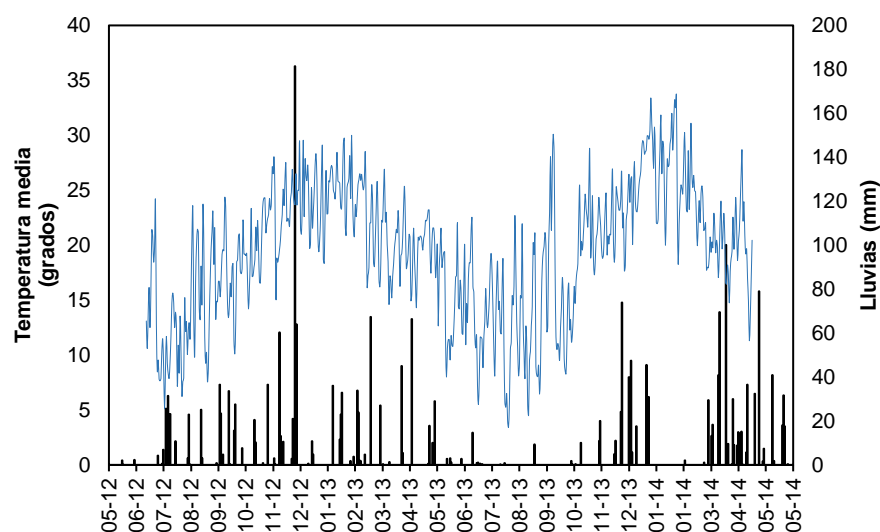


Figura 2.1. Temperatura media diaria (°C) representada por la línea azul y lluvias diarias (mm) representada por las columnas negras durante el período experimental en la EEA INTA Rafaela, Santa Fe, Argentina.

2.2.2. Material vegetal, diseño experimental y tratamientos

El experimento se realizó siguiendo un diseño experimental en bloques completos al azar ($n=5$) el 21/06/2012, utilizando parcelas ($7,5 \text{ m}^2$) y combinando dos factores (2×2): cultivar (trifoliado y multifoliado) y distancia entre las hileras de siembra (16 y 32 cm). El cultivar convencional utilizado fue Monarca SP INTA con expresión mayormente de hojas trifoliadas y el cultivar Magna 601 con mayor expresión de hojas multifoliadas (16 ± 2 vs. $38 \pm 5\%$ de los tallos con presencia de hojas multifoliadas ($p<0,05$), respectivamente). El peso de 1000 semillas fue de 3.9 g para el cultivar Monarca y de 4.1 g para el cultivar Magna 601, ambas semillas peleteadas con inoculante de *Sinorhizobium meliloti* y fungicida, siendo 90% el poder germinativo para ambos materiales. Las

distancias entre hileras a la siembra evaluadas fueron 16 cm y 32 cm, con una misma densidad de siembra ($500 \text{ semillas m}^{-2}$). El índice de rectangularidad teórico (Willey y Heath 1979) resultante del cociente entre la distancia entre hileras a la siembra y la distancia entre las plantas dentro de la hilera teniendo en cuenta las características de las semillas y una eficiencia de implantación del 65 % fue de 3.9 para la distancia cercana y de 15.6 para la distancia más espaciada (ver esquemas en Figura 2.2). Un índice más cercano a 1 indica un arreglo espacial más equidistante lo que ocurrió en la distancia más cercana de 16 cm. Es decir, a medida que se acercan las hileras, se alejan las semillas en la hilera de siembra siendo en este caso la distribución más equidistante. Las parcelas se mantuvieron libres de malezas por medio de la aplicación de herbicidas selectivos, utilizando en pre-emergencia flumetsulam (0.5 l ha^{-1}) e imazetapir en la primavera (1.0 l ha^{-1}).

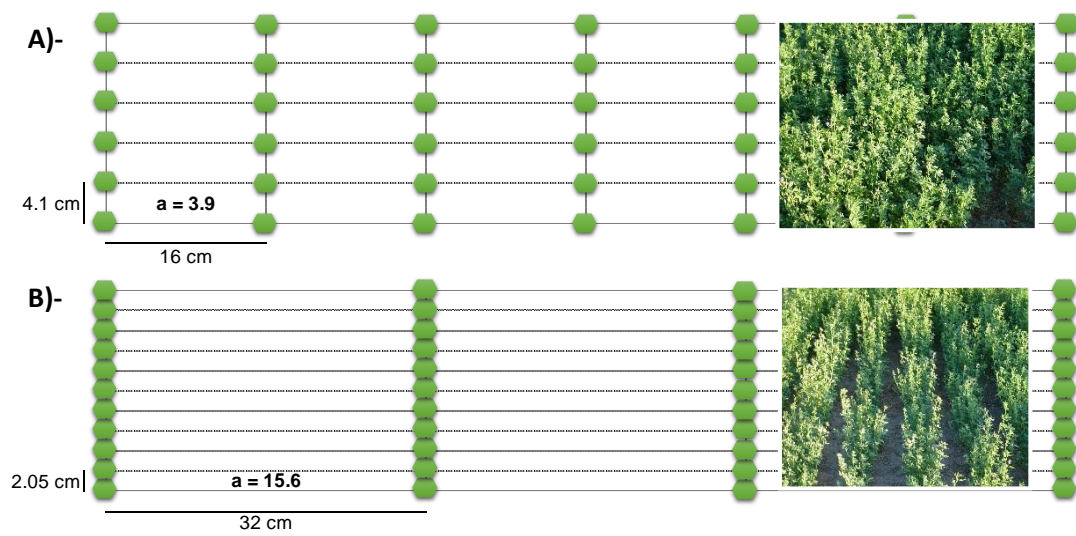


Figura 2.2. Panel superior. Esquema del arreglo espacial teórico de las semillas para dos distancias entre hileras a la siembra: A)- 16 cm y B)- 32 cm. La densidad de siembra fue la misma en las dos distancias entre hileras a la siembra evaluadas. El índice de rectangularidad está representado por la letra a , estimado como el cociente entre la distancia entre hileras a la siembra y la distancia entre plantas dentro de la hilera. Inset: imágenes del canopeo para dos distancias entre hileras a la siembra: A)- 16 cm y B)- 32 cm. Panel inferior. Vista general del experimento. Inset: imagen de tallo del cultivar multifoliado y trifoliado.

2.2.3. Variables de respuesta evaluadas

2.2.3.1. Producción de biomasa aérea y proporción de hojas

En el transcurso de los dos años desde la siembra (junio 2012 hasta junio 2014), se estudió la producción de biomasa aérea en evaluación bajo corte. La superficie de muestreo fue de 0.32 m² con una altura de corte de 5 cm cuando las parcelas alcanzaron el 10% de floración en primavera-verano (34 ± 12 días entre cortes) y 5 cm de altura de rebrotes basales en otoño-invierno (61 ± 10 días entre cortes). El primer corte se realizó a los 189 días desde la siembra. A partir de ese momento, se hicieron otros 10 cortes durante los dos años de duración del experimento. Los cortes se realizaron manualmente con tijera, se registró el peso fresco del material cosechado y se tomaron muestras para estimar el porcentaje de materia seca del forraje en cada parcela. Dichas muestras fueron secadas en estufa (60°C) durante 48 h. Los valores se convirtieron a materia seca y se estandarizaron a una misma unidad de superficie (hectárea) para las comparaciones entre tratamientos. Por último, la proporción de hojas en la biomasa aérea del canopeo se estudió en los tres períodos de crecimiento (verano y otoño del 1° año y verano del 2° año) periódicamente cada 150-200 grados días (temperatura base = 5°C), para lo cual se separaron hojas y tallos sobre una submuestra del material cortado.

2.2.3.2. Intercepción, calidad de la luz y estructura del canopeo

En tres períodos de crecimiento (verano y otoño del 1° año y verano del 2° año) se estudió periódicamente la intercepción de la radiación cada 150-200 grados días (temperatura base = 5°C), utilizando el concepto de tiempo térmico que considera el desarrollo de las plantas modulado principalmente por la acumulación de temperatura más que por los días cronológicos, calculando la suma térmica como la acumulación de las temperaturas media diarias durante el período de crecimiento menos la temperatura base de desarrollo (5 °C)

para la alfalfa (Fick et al. 1988). En dichos momentos de muestreo, se procedió a medir la radiación incidente sobre el canopeo y la fracción de la radiación transmitida a través del mismo ($fRFA_t$ o $fPAR_t$, por su sigla en inglés) con una barra medidora del flujo de fotones (Cavadevices, Buenos Aires, Argentina) de 12:30 a 13:30 h y en días despejados. La barra medidora BAR-RAD 50 utiliza el método denominado PPF (Photosynthetic Photon Flux) que integra el flujo de fotones recibido en un tramo de 50 cm lineal (RFA ; $\mu\text{MOL m}^{-2} \text{s}^{-1}$). La $fRFA_t$ por el canopeo se midió ubicando la barra medidora al nivel del suelo en cinco sectores en cada parcela en forma perpendicular a las hileras, centrada en relación con las mismas. La fracción de la radiación interceptada/absorbida por el canopeo ($fRFAA$) se calculó como el cociente entre $(1 - fRFA_t)$ y la radiación incidente.

Adicionalmente a las mediciones de cantidad de luz incidente e interceptada se evaluó el efecto de los tratamientos de la distancia entre hileras a la siembra y el grado de foliación del cultivar de alfalfa sobre la calidad de la radiación que se transmite a través de los diversos canopeos forrajeros. Para lo cual en el período de crecimiento del verano del primer año de producción, se caracterizó el ambiente lumínico como la relación Rojo: Rojo Lejano ($R:RL$ o $R:FR$, por su sigla en inglés) de la radiación percibida en distintos estratos en cada uno de los canopeos. Para realizar esta medición, antes del corte de evaluación de biomasa, se dividió la altura promedio de los canopeos en tres estratos iguales (10 cm por estrato) y se posicionó un sensor de $R:RL$ Skye SDL 2520 (Skye Instruments Ltd., Llandridrod Wells, UK) en cada estrato en dos ubicaciones por parcela, en la hilera de siembra y entre las hileras de siembra, es decir se tomaron seis mediciones de $R:RL$ por parcela. El horario en el cual se realizaron las mediciones fue entre las 11 y 14 h de un día soleado (18/01/2013).

Para caracterizar la estructura del canopeo generada en los distintos tratamientos de distancias entre hileras a la siembra y grado de foliación, antes de realizar el corte de

evaluación de biomasa aérea y en un sector aledaño al área de muestreo se recolectaron tallos de alfalfa para estimar el área foliar específica (AFE o SLA, por su sigla en inglés). Sobre los mismos se separaron las hojas de los tallos, midiendo el área foliar y su respectivo peso seco (balanza de precisión; error = 0.1 mg), calculando así el área foliar específica de cada parcela.

$$\text{AFE (cm}^2 \text{ g hoja}^{-1}\text{)} = \text{Área foliar de hojas (cm}^2\text{)} / \text{Peso seco de hojas (g)} \quad (\text{Ec. 1})$$

Con la estimación del AFE y su producto por la biomasa aérea obtenida y la proporción de hojas (Sección 2.2.3.1) se obtuvo el respectivo IAF de cada parcela.

$$\text{IAF (cm}^2 \text{ hoja cm}^{-2} \text{ suelo)} = \text{Biomasa aérea (g MS m}^{-2}\text{)} * \text{AFE (cm}^2 \text{ g hoja}^{-1}\text{)} * \\ \text{Proporción de hojas} * 0,0001 \quad (\text{Ec. 2})$$

Adicionalmente, se estimó para estos períodos de crecimiento el coeficiente de extinción lumínica (k) calculado como:

$$k = - \text{LN} (f \text{RFA}_t) / \text{IAF (cm}^2 \text{ hoja cm}^{-2} \text{ suelo)} \quad (\text{Flènet et al. 1996}) \quad (\text{Ec. 3})$$

2.2.3.4. Radiación fotosintéticamente activa acumulada (RFAA) y eficiencia en el uso de la radiación (EUR)

Los componentes del modelo radiativo de Monteith contemplan por un lado la acumulación de la radiación interceptada durante el período de crecimiento que es la RFAA, y surge a partir del producto de los datos diarios de RFA incidente y de $f \text{RFAA}$ intercepción, mientras que el segundo componente del modelo radiativo se refiere a la

eficiencia con la cual la radiación interceptada por el canopeo es convertida en biomasa. La RFAA durante cada período de crecimiento fue obtenida como la sumatoria de la RFA incidente de cada día multiplicada por la f RFAA correspondiente. La RFA incidente se obtuvo a partir de la radiación global incidente registrada *in situ* mediante la estación meteorológica de la EEA INTA-Rafaela afectada luego por el coeficiente de 0.45 para convertir la radiación global incidente en radiación fotosintéticamente activa (Monteith 1972). Por interpolación lineal entre mediciones de f RFAA se estimaron las f RFAA diarias. Por otra parte, en este experimento se estimó la EUR como el cociente entre la producción de biomasa obtenida de acuerdo a la metodología descrita en la sección 2.2.3.1 y la RFAA para cada período de crecimiento.

2.2.4. Análisis estadísticos

Se realizaron análisis de la varianza para la producción de biomasa aérea acumulada en cada estación de crecimiento por separado, considerando el efecto de los factores y su interacción de acuerdo al diseño factorial planteado en bloques. Para las variables analizadas dentro de un mismo período de crecimiento (f RFAA y proporción de hoja) se utilizaron modelos mixtos con medidas repetidas en el tiempo analizando el efecto de los factores y su interacción. La f RFAA fue transformada en arcoseno para cumplir los supuestos del análisis estadístico. Las variables IAF, k y EUR, medidas al final de cada rebrote, se analizaron mediante análisis de la varianza para cada período de crecimiento considerando el efecto del bloque, el cultivar y su interacción. En todos los análisis, cuando se detectaron diferencias significativas entre cultivares y distancias entre hileras a la siembra las mismas se evaluaron por medio de comparaciones múltiples con la prueba de diferencias mínimas significativas (DMS). Se plantearon contrastes ortogonales entre hileras de siembra dentro de cada cultivar. Para los análisis de varianza con medidas repetidas (f RFAA y proporción de hojas) se utilizó el procedimiento MIXED del paquete estadístico SAS v9.1.3 (SAS Institute, Cary, NC. 2004). Adicionalmente, los análisis de varianza del IAF, k y EUR, los análisis de regresión y las correlaciones entre las variables evaluadas se realizaron mediante el paquete estadístico InfoStat v. 2018 (Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina).

2.3. RESULTADOS

2.3.1. Producción de biomasa aérea y proporción de hojas

Durante la estación primavera-verano del primer año de producción se halló una interacción significativa entre la distancia entre hileras a la siembra y el cultivar para la producción de biomasa aérea (ANOVA $p = 0.03$; Figura 2.3). En esta estación, existió un contraste en relación al comportamiento de los cultivares: en el cultivar Monarca (trifoliado) disminuyó la producción de biomasa aérea al sembrar a una distancia más separada (-2 t MS ha^{-1} ; -12%), en cambio en el cultivar Magna 601 (multifoliado) se mantuvo la producción de biomasa aérea en ambas distancias entre hileras a la siembra, compensando así las diferencias en el arreglo espacial sin llegar a verse perjudicada por la mayor distancia entre las hileras de siembra. En la estación otoño-invierno la interacción no fue significativa, y se halló una tendencia ($p = 0.09$) a presentar mayor producción de biomasa aérea en distancias entre hileras a la siembra cercanas. En el segundo año, la producción de biomasa aérea fue similar en todos los tratamientos evaluados, sin efectos del cultivar, de la distancia entre hileras a la siembra como tampoco de la interacción (Figura 2.3-B).

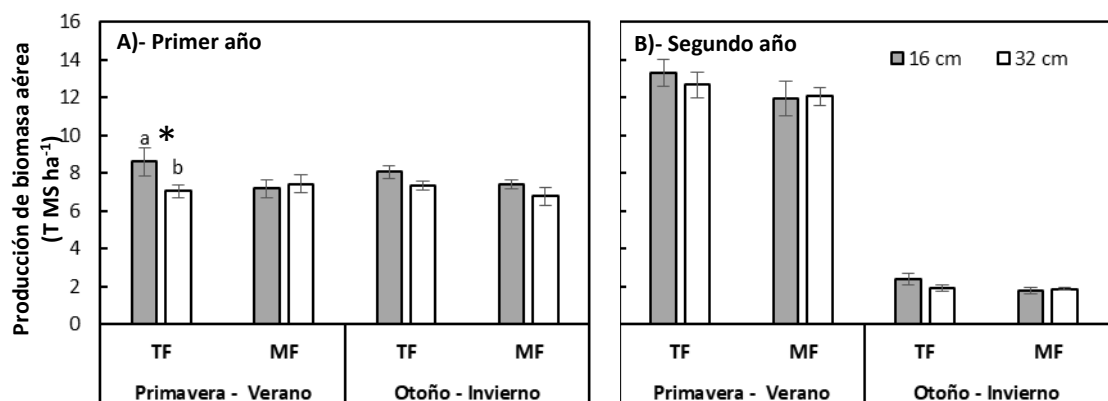


Figura 2.3. Producción de biomasa aérea por estación para dos distancias entre hileras a la siembra (16 y 32 cm) y cultivares [Monarca: trifoliada (TF) y Magna 601: multifoliada (MF)] en el primer año (A) y en el segundo año (B) de producción para las estaciones primavera-verano y otoño-invierno. Los valores son el promedio de cinco bloques ± 1 EE. El asterisco representa diferencias significativas entre distancia entre las hileras mediante contrastes ortogonales dentro de cada cultivar ($p < 0.05$).

La proporción de hojas en la biomasa aérea total en el período de crecimiento otoñal del primer año de producción presentó una interacción significativa entre el cultivar y la distancia entre hileras a la siembra ($p = 0.01$) (Cuadro 2.1). La misma estuvo dada porque el cultivar multifoliado tuvo mayor proporción de hojas en la distancia más espaciada ($45.7 \pm 1.1\%$ vs. $49.2 \pm 0.6\%$), en cambio el cultivar trifoliado tuvo la misma proporción de hoja en ambas distancias entre hileras a la siembra (44.8%). En los restantes períodos de crecimiento evaluados (*i.e.* verano del primer y segundo año de producción), no se llegó a encontrar dicha interacción en la proporción de hojas, ni tampoco efectos significativos del cultivar y de la distancia entre las hileras ($p > 0.05$). El valor promedio de la proporción de hojas fue de 50.4% para el primer verano y 45.9% para el segundo verano.

Cuadro 2.1. Proporción de hojas (%) según la distancia entre hileras a la siembra (16 y 32 cm) para dos cultivares: Monarca: trifoliada (TF) y Magna 601: multifoliada (MF) para el verano del primer año (A y B), el otoño del primer año (C y D) y el verano del segundo año (E y F), respectivamente. Los valores son promedio de cinco bloques ± 1 EE. El valor p representa el efecto de la distancia entre hileras a la siembra considerando las mediciones repetidas en el tiempo.

Variable	Cultivar	Distancia	Período de crecimiento		
			Verano 1° año	Otoño 1° año	Verano 2° año
Proporción de hojas (%)	TF	16 cm	50.6 ± 1.4 a*	44.8 ± 1.3 a	44.7 ± 1.2 a
		32 cm	49.5 ± 2.3 a	44.7 ± 1.2 a	45.4 ± 1.1 a
	MF	16 cm	51.6 ± 2.0 a	45.7 ± 1.1 a	46.2 ± 1.6 a
		32 cm	50.4 ± 2.4 a	49.2 ± 0.6 b	47.3 ± 1.0 a

*Letras minúsculas diferentes indican diferencias significativas entre distancias entre hileras a la siembra para cada cultivar. Los valores son el promedio de cinco bloques ± 1 EE.

2.3.2. Intercepción y calidad de la luz del canopeo

En el período de crecimiento de verano del primer año, al igual que lo encontrado para la producción de biomasa aérea, se halló una interacción significativa entre la distancia entre hileras a la siembra y el cultivar ($p = 0.04$) para la intercepción de radiación (f RFAA) (Figs. 2.4-AyB). Esta interacción se originó en un comportamiento diferencial entre los cultivares: el cultivar trifoliado Monarca interceptó menos RFA durante el período de

crecimiento en la distancia más separada (16 cm = 0.72; 32 cm = 0.62, valor $p = 0.01$), mientras que el cultivar multifoliado Magna 601 tuvo una evolución de la $fRFAA$ similar entre ambas distancias entre hileras de siembra (16 cm = 0.64; 32 cm = 0.65, valor $p = 0.69$). La máxima $fRFAA$ alcanzada al final de la estación de crecimiento fue de 0.79 para Monarca en distancias entre hileras a la siembra cercanas y de 0.71 en distancias entre hileras a la siembra más espaciadas; en cambio en Magna 601 la máxima $fRFAA$ en ambas distancias entre hileras a la siembra fue similar e intermedia (0.77), por lo que se observa que el cultivar multifoliado compensa la captura de la radiación a pesar del incremento en la distancia entre hileras a la siembra. En ningún caso dentro del período de crecimiento de verano del primer año se alcanzó el IAF crítico ($fRFAA = 0.95$). En los períodos de crecimiento del otoño del primer año y del verano del segundo año no se hallaron efectos de la distancia entre hileras a la siembra ni del cultivar para la evolución de la $fRFAA$ en el transcurso del rebrote, y sólo en el otoño se llegó a alcanzar el IAF crítico (Figs. 2.4-C-F)

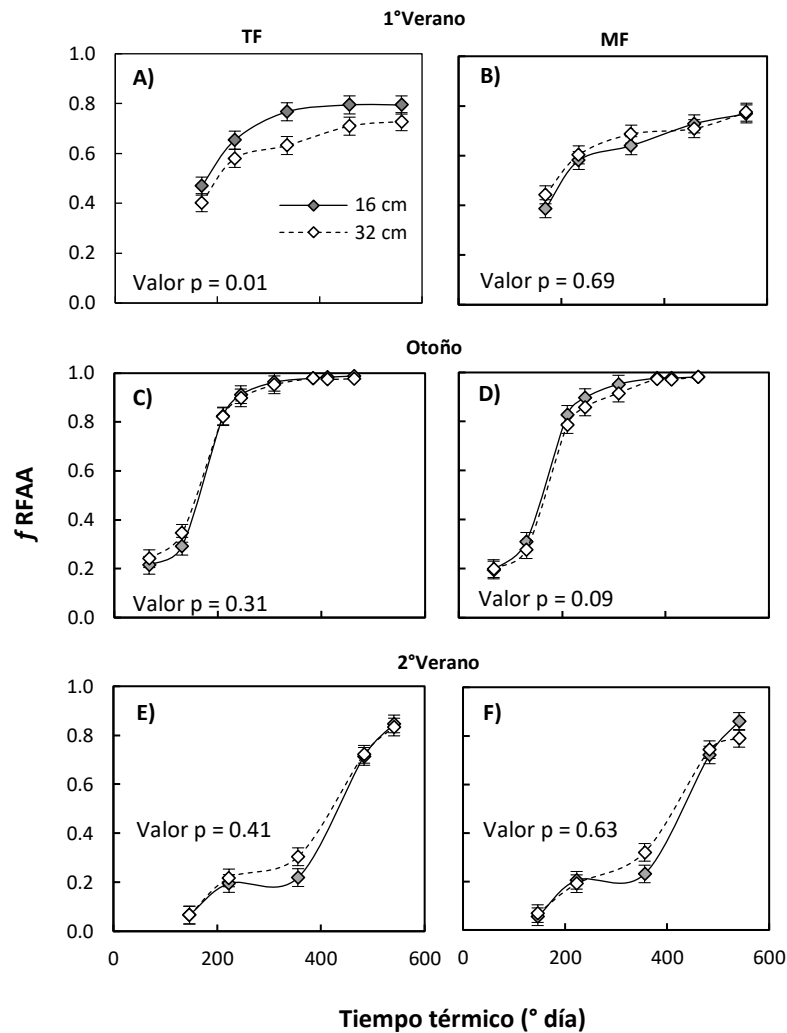


Figura 2.4. Evolución de la fracción de la radiación fotosintéticamente activa interceptada (f_{RFAA}) según la distancia entre hileras a la siembra (16 y 32 cm) para dos cultivares: Monarca: trifoliada (TF) y Magna 601: multifoliada (MF) para el verano del primer año (A y B), el otoño del primer año (C y D) y el verano del segundo año (E y F), respectivamente. Los valores son promedio de cinco bloques ± 1 EE. El valor p representa el efecto de la distancia entre hileras a la siembra considerando las mediciones repetidas en el tiempo.

En el verano del primer año se caracterizó el ambiente lumínico del canopeo en cuanto a la calidad de la luz mediante la relación R:RL antes del corte final tanto en la hilera de siembra como en el espacio entre las hileras de siembra. Los resultados hallados indicaron un patrón diferencial entre cultivares en la calidad de la luz dentro del canopeo. El cultivar multifoliado Magna 601 mantuvo la relación R:RL entre distancias entre hileras a la siembra, es decir ante cambios en la distancia la similitud en la calidad de la

luz indica que se generaron canopeos similares. En cambio, en el espacio dentro de la hilera de siembra (Figura 2.5-A) se observa que el cultivar trifoliado se ubicó en general por encima de la relación 1:1 (ver la mayor cantidad de valores por encima de la recta 1:1), lo que implica que en las distancias entre hileras a la siembra espaciadas la relación R:RL fue mayor y por lo tanto canopeos relativamente más abiertos, mientras que el cultivar multifoliado presentó valores más cercanos a la relación 1:1 (ver la mayor cantidad de puntos negros cercanos a la recta 1:1), es decir que el ambiente lumínico en cuanto a calidad de la luz fue similar entre distancias entre hileras a la siembra para el cultivar multifoliado. En el espacio entre las hileras de siembra (Figura 2.5-B), la diferencia entre cultivares es menor, ya que la mayoría de los valores se alejan de la recta 1:1 indicando mayor relación R:RL en las distancias entre hileras a la siembra espaciadas, sin embargo aparecen algunos valores del cultivar multifoliado cercanos a la relación 1:1, es decir con ambientes lumínicos similares entre distancias entre hileras a la siembra, lo cual ocurre en menor medida el cultivar trifoliado.

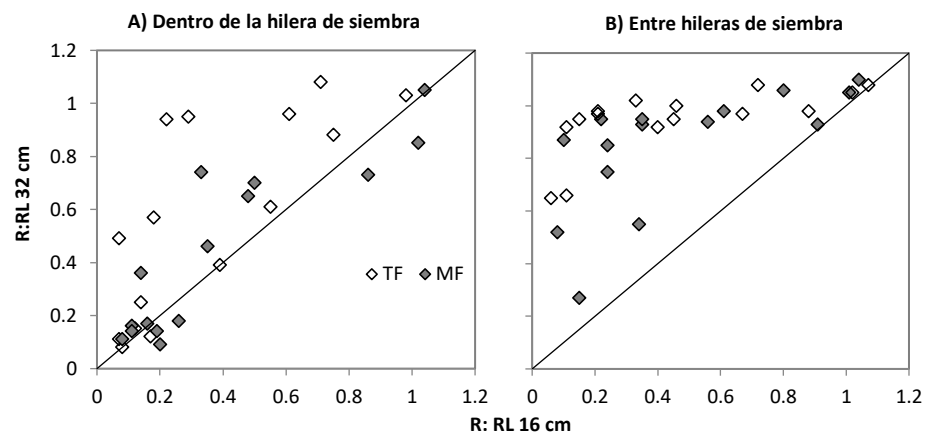


Figura 2.5. Relación Rojo: Rojo lejano (R:RL) para distancias entre hileras a la siembra cercanas (Eje X) vs espaciadas (Eje Y) para dos cultivares [Monarca: trifoliada (TF) y Magna 601: multifoliada (MF)] en la línea de siembra (A) y entre las hileras de siembra (B) durante el verano del primer año de producción. La línea representa la relación 1:1 para los ejes X e Y. Los puntos corresponden a cinco bloques y tres estratos de 10 cm dentro del canopeo según la altura promedio (n=15).

2.3.3. Área foliar específica, índice de área foliar y coeficiente de extinción lumínica

La interceptación de la radiación $fRFAA$ depende de la superficie foliar y de cómo la misma se distribuye dentro del canopeo forrajero. En este sentido, el índice de área foliar (IAF) permite caracterizar la superficie foliar, mientras que el coeficiente de extinción lumínica (k) caracteriza la distribución del área foliar: si se trata de un canopeo más de tipo planófilo (los k son elevados) o de tipo erectófilo (los k son bajos). El IAF además de ser resultante de la biomasa de hojas depende del área foliar específica, que refleja la superficie por peso seco foliar. Dichos atributos del canopeo (AFE, IAF y k) fueron evaluados durante cada período de crecimiento con el propósito de comprender los mecanismos ecofisiológicos involucrados en la determinación de la interceptación de radiación ($fRFAA$) en cada uno de los canopeos evaluados.

El área foliar específica no presentó interacción significativa ni tampoco efectos del cultivar y de la distancia entre las hileras ($p > 0.05$). El valor promedio del área foliar específica fue de $247 \pm 6 \text{ cm}^2 \text{ g MS}^{-1}$ para el primer verano, $361 \pm 9 \text{ cm}^2 \text{ g MS}^{-1}$ para el otoño, $340 \pm 7 \text{ cm}^2 \text{ g MS}^{-1}$ para el segundo verano.

El IAF en el período de crecimiento del verano del primer año de producción presentó una interacción significativa entre la distancia entre las hileras y el cultivar ($p = 0.04$). Es de destacar que las diferencias fueron en el mismo sentido que para la producción de biomasa aérea y las propiedades lumínicas del canopeo ($fRFAA$ y $R:RL$). En el cultivar trifoliado Monarca se halló una reducción del IAF en distancias entre hileras a la siembra espaciadas, mientras que en el cultivar multifoliado Magna 601 el IAF fue similar en ambas distancias entre hileras a la siembra (Cuadro 2.2), es decir ocurre una compensación al efecto desfavorable de la mayor distancia entre hileras a la siembra. En cambio, en los períodos de crecimiento de otoño del primer año de producción y de verano

del segundo año de producción el IAF no fue afectado por la distancia entre hileras a la siembra, por el cultivar ni tampoco existió interacción entre los factores ($p > 0.05$).

Por otra parte, en ninguno de los tres períodos de crecimiento se hallaron efectos de la distancia entre hileras a la siembra, del cultivar como tampoco interacción entre ambos factores para la arquitectura del canopeo definido por el coeficiente k (Cuadro 2.2). La arquitectura del canopeo fue principalmente afectada por la estación, con una estructura del canopeo más de tipo planófila durante el otoño (valores k más elevados) que durante ambos veranos (1° y 2° año) analizados.

Cuadro 2.2. Índice de área foliar (IAF), coeficiente de extinción lumínica (k) y eficiencia en el uso de la radiación (EUR) al finalizar cada uno de los tres períodos de crecimiento estudiados: a)- verano del primer año, b)- otoño del primer año y c)- verano del segundo año para cada distancia entre hileras a la siembra (16 y 32 cm) incluyendo datos de dos cultivares [Monarca: trifoliada (TF) y Magna 601: multifoliada (MF)].

Variable	Cultivar	Distancia	Período de crecimiento		
			Verano 1° año	Otoño 1° año	Verano 2° año
IAF (cm ² hoja cm ⁻² suelo)	TF	16 cm	3.13 ± 0.44 a*	4.27 ± 0.42 a	3.15 ± 0.47 a
		32 cm	2.01 ± 0.28 b	3.98 ± 0.45 a	2.88 ± 0.21 a
	MF	16 cm	2.43 ± 0.30 a	4.10 ± 0.37 a	3.59 ± 0.30 a
		32 cm	2.41 ± 0.35 a	4.15 ± 0.42 a	3.19 ± 0.12 a
	TF	16 cm	0.56 ± 0.04 a	1.09 ± 0.09 a	0.66 ± 0.07 a
		32 cm	0.63 ± 0.07 a	1.01 ± 0.12 a	0.66 ± 0.09 a
k	MF	16 cm	0.57 ± 0.05 a	1.02 ± 0.09 a	0.56 ± 0.04 a
		32 cm	0.55 ± 0.02 a	1.01 ± 0.12 a	0.50 ± 0.04 a
	TF	16 cm	1.43 ± 0.08 a	1.60 ± 0.13 a	1.15 ± 0.11 a
		32 cm	1.19 ± 0.08 b	1.39 ± 0.10 a	0.96 ± 0.07 a
	MF	16 cm	1.33 ± 0.08 a	1.48 ± 0.05 a	1.17 ± 0.07 a
		32 cm	1.26 ± 0.07 a	1.45 ± 0.16 a	1.03 ± 0.06 a
EUR (g MJ ⁻¹ período ⁻¹)	TF	16 cm	1.43 ± 0.08 a	1.60 ± 0.13 a	1.15 ± 0.11 a
		32 cm	1.19 ± 0.08 b	1.39 ± 0.10 a	0.96 ± 0.07 a
	MF	16 cm	1.33 ± 0.08 a	1.48 ± 0.05 a	1.17 ± 0.07 a
		32 cm	1.26 ± 0.07 a	1.45 ± 0.16 a	1.03 ± 0.06 a

*Letras minúsculas diferentes indican diferencias significativas entre distancias entre hileras a la siembra para cada cultivar. Los valores son el promedio de cinco bloques ± 1 EE.

2.3.4. Eficiencia en el uso de la radiación

En todos los períodos de crecimiento la EUR fue estimada como el cociente entre la producción de biomasa aérea y la RFAA. La interacción entre distancia entre las hileras a la siembra y el cultivar no llegó a ser estadísticamente significativa ($p > 0.05$). Sin embargo, en el verano del primer año de producción se observa que en el cultivar trifoliado Monarca, la distancia entre hileras a la siembra espaciada presentó una menor

EUR (-17%) en relación a la distancia cercana (contraste ortogonal; $p = 0.02$). Es decir, un arreglo espacial desfavorable (más rectangular) presenta una tendencia a la reducción en los valores de EUR en correspondencia con la pérdida de producción de biomasa aérea bajo dichas condiciones. En cambio, el cultivar multifoliado Magna 601 presentó valores de EUR completamente similares entre ambas distancias entre hileras a la siembra (contraste ortogonal; $p = 0.44$). En el resto de los períodos de crecimiento, no se encontró ninguna diferencia entre la distancia entre hileras a la siembra y el cultivar (Cuadro 2.2).

2.4. DISCUSIÓN

2.4.1. Compensación de la producción de biomasa aérea por el cultivar multifoliado bajo un arreglo espacial desfavorable

Los resultados del experimento muestran como el componente genético del cultivar que presenta hojas con mayor cantidad de folíolos (dimensión vertical del canopeo) compensa el efecto negativo del mayor espacio entre las hileras a la siembra (dimensión horizontal del canopeo) para la producción de biomasa aérea (Figura 2.3). Es decir, el cultivar con expresión de hojas multifoliadas se comporta de manera diferencial reduciendo el impacto negativo de una mayor distancia entre hileras a la siembra, dada por una mayor proporción de hojas multifoliadas e incluso una mayor relación hoja:tallo en uno de los períodos de crecimiento (Cuadro 2.1). Por otra parte, en el cultivar trifoliado Monarca la menor producción de biomasa aérea en la distancia más espaciada, que implica un arreglo espacial más rectangular, es coincidente con experiencias previas realizadas en el sitio Rafaela donde la mayor distancia entre hileras a la siembra redujo la producción de biomasa en pasturas de alfalfa (Mattera et al. 2009 y 2013). En el presente experimento, las reducciones debidas a la mayor distancia en el cultivar trifoliado se concentraron en la estación primavera-verano del primer año, cuando el cultivo de alfalfa es aún joven y

por ende el canopeo no está plenamente desarrollado. Las variaciones estacionales encontradas son coincidentes con trabajos previos realizados en Balcarce (Colabelli et al. 2002; Olivo et al. 2019) donde hallaron diferencias debidas al efecto de la distancia entre hileras a la siembra solamente en el primer corte luego de la siembra de la pastura de alfalfa. Nuestro hallazgo en el cultivar multifoliado constituye el primer reporte de que el arreglo espacial más rectangular producto de una distancia entre hileras a la siembra alejada es compensado por la elección de un cultivar del tipo multifoliado en etapas tempranas de implantación del cultivo de alfalfa. Si bien el cultivar trifoliado presentó mayor capacidad de rendimiento (es decir, es una característica intrínseca del cultivar) en términos de producción de biomasa aérea, la misma se resiente significativamente al aumentar la distancia entre hileras a la siembra, por los mecanismos estudiados. En cambio, el cultivar multifoliado, menos rendidor, no ve disminuida la producción de biomasa aérea, mostrando mayor capacidad de sostener las variables estudiadas entre las distancia entre hileras a la siembra. Por lo tanto, planteamos como vía de avance, la posibilidad de generar (mediante planes de mejoramiento genético) cultivares seleccionados por mayor rendimiento como los trifoliados, pero con el atributo multifoliado, relativamente poco utilizado en el mejoramiento de alfalfa, que permitiría de esta forma no ver resentida la producción de biomasa al distanciar las hileras de siembra.

2.4.2. El cultivar multifoliado genera un ambiente lumínico similar en distancias entre hileras a la siembra contrastantes

El cultivar con el componente genético con hojas con mayor cantidad de folíolos (dimensión vertical del canopeo) generó un ambiente lumínico similar entre distancias entre hileras a la siembra, a diferencia del cultivar trifoliado que generó ambientes

lumínicos contrastantes. En el período de crecimiento de verano del primer año, el cultivar multifoliado presentó la misma evolución de la f RFAA y calidad de luz en ambas distancias entre hileras a la siembra (Figs 2.4 y 2.5), esta propiedad emergente de tener más foliolos genera compensaciones a nivel de la estructura del canopeo que corrigen distancias entre hileras a la siembra desfavorables para el cultivo de alfalfa. De esta forma, el canopeo alcanza a cerrarse más rápidamente, indicado tanto por la misma cantidad de radiación y relación R:RL que llega al nivel del suelo. Es de destacar, que esta propiedad no estuvo dada por una mayor proporción de biomasa de hojas en relación a tallos, sino por la morfología de las hojas multifoliadas dentro del canopeo. En comparación, el cultivar trifoliado si bien en las distancias entre hileras a la siembra cercanas aumenta la f RFAA, en las distancias entre hileras a la siembra espaciadas carece de la propiedad de corregir la distancia desfavorable. Por ende, el canopeo se cierra menos, llega más radiación al suelo y aumenta la relación R:RL. Los resultados obtenidos en el actual experimento, indican que tanto la cantidad y calidad de la radiación se vieron perjudicadas por las distancias entre hileras a la siembra espaciadas (arreglos rectangulares) en mayor medida en el cultivar trifoliado en comparación con el multifoliado, lo cual afectó significativamente la producción de biomasa aérea.

2.4.3. El IAF es la propiedad estructural del canopeo que más diferencia a los cultivares en su respuesta a la distancia entre hileras a la siembra

En el verano del primer año, el IAF presentó un patrón diferente entre cultivares (dimensión vertical del canopeo) en su respuesta a la distancia entre hileras a la siembra: en el cultivar multifoliado no se hallaron diferencias, mientras que el IAF en el cultivar trifoliado fue muy inferior (-46%) en la distancia espaciada (Cuadro 2.2). Estos resultados explican el mecanismo involucrado en la respuesta de la f RFAA: mientras que en el

cultivar multifoliado se sostiene el IAF y la $fRFAA$, en el cultivar trifoliado se reducen ambos al aumentar la distancia entre hileras a la siembra. Menores IAF explican las menores capturas de radiación tanto en cultivos agrícolas (Steiner 1986; Board et al. 1992; Singels y Smit 2009) como en pasturas (Colabelli et al. 2002; Mattera et al. 2013). Es de destacar, que las compensaciones por el componente de la foliosidad de un cultivar no habían sido previamente reportadas. El IAF es el resultado de tres componentes: la cantidad total de biomasa aérea, la proporción de hojas en el canopeo y el área foliar específica. En el presente experimento, el componente que explica la diferencia en el IAF en el verano del primer año fue la cantidad de biomasa aérea, ya que los otros dos componentes no fueron afectados. Se sabe que la mayor distancia entre hileras a la siembra reduce la producción de biomasa aérea y el IAF al generar un mayor grado de competencia intraespecífica determinando una menor supervivencia de plantas (Mattera et al. 2013). Sin embargo, en el cultivar multifoliado la producción de biomasa y el IAF no se redujeron en la distancia entre hileras a la siembra más espaciada, indicando que el atributo multifoliado presentaría una disposición de las hojas en el canopeo más favorable en comparación con lo que ocurre en el cultivar trifoliado en condiciones de elevada competencia intraespecífica.

Por otra parte, el comportamiento de la arquitectura del canopeo caracterizada mediante el coeficiente de extinción lumínica (k), estimado al momento de finalizar cada período de evaluación (es decir con el IAF máximo ya alcanzado) no fue significativamente diferente en los tratamientos analizados (Cuadro 2.2). Estudios previos en alfalfa tampoco hallaron diferencias en el k asociadas a la distancia entre hileras a la siembra (Mattera et al. 2013). Asimismo, en otros estudios en alfalfa, el k usualmente evidencia un alto grado de estabilidad (Varella 2002; Teixeira et al. 2007b, 2011) probablemente asociado con un canopeo eficiente dado por la expresión de hojas con

diversos ángulos foliares entre estratos (Heichel et al. 1988) y la habilidad de los folíolos de moverse siguiendo al sol (Travis y Reed 1983).

En conclusión, si bien la luz se distribuye en forma similar dentro de los canopeos de ambos cultivares, el cultivar multifoliado con sus características foliares diferenciales (más folíolos por hoja) produce similar biomasa aérea y IAF y por lo tanto similar intercepción de la radiación independientemente de la distancia entre hileras a la siembra.

2.4.4. Los componentes del modelo radiativo presentan comportamiento diferencial entre cultivares en respuesta a la distancia entre hileras a la siembra

El cultivar multifoliado mantuvo similar $fRFAA$ y IAF entre distancias entre hileras a la siembra, remarcando así el comportamiento diferencial del cultivar por sus propiedades foliares ante distancias entre hileras a la siembra desfavorables para la captura de luz. En cambio, la menor $fRFAA$ del cultivar trifoliado en la distancia más espaciada entre hileras durante el período de crecimiento del primer verano de producción estuvo acorde con los resultados previamente informados por Mattera et al. (2013), con una reducción lineal en la $RFAA$ a medida que se alejaba la distancia entre hileras a la siembra.

Adicionalmente, en el cultivar multifoliado la EUR fue similar entre distancias entre hileras a la siembra (Cuadro 2.2), lo cual evidencia una estabilidad del cultivar multifoliado también en este componente del modelo radiativo de producción de biomasa. En cambio, en el cultivar trifoliado la EUR mostró una tendencia a la disminución (-17%) en mayores distancias entre hileras a la siembra, arreglos espaciales más rectangulares, lo cual coincide con lo hallado previamente para alfalfa (Mattera et al. 2013), con reducciones en la producción de biomasa en distancias entre hileras a la siembra más espaciadas asociadas a ambos componentes del modelo radiativo. La correlación entre el IAF y el EUR para la estación verano del primer año fue altamente significativa

($p < 0.0001$) con un elevado coeficiente de correlación de Pearson ($R = 0.87$), coincidiendo con la relación hallada previamente en alfalfa (Mattera et al. 2013) y en otros cultivos agrícolas (Sinclair y Horie 1989; Hall et al. 1996; Ruíz et al. 2008), como consecuencia de que en valores bajos de IAF mayor proporción de las hojas se encuentran en saturación lumínica donde la eficiencia cuántica es menor. En relación a la sección anterior, el cultivar multifoliado sostiene el IAF independientemente de la distancia entre hileras a la siembra, resultando esperable una EUR similar entre distancias entre hileras a la siembra. En cambio, en el cultivar trifoliado la importante reducción del IAF impacta negativamente sobre la EUR, teniendo entonces efectos sobre ambos componentes del modelo radiativo de Monteith, directo vía intercepción de radiación, e indirecto por tener menor IAF lo que implica una mayor proporción de hojas en saturación lumínica, disminuyendo la eficiencia cuántica de la fotosíntesis y por ende la fotosíntesis a nivel del canopeo.

Adicionalmente, sería posible que la respiración y/o los patrones de distribución entre la producción de biomasa aérea y biomasa radical difieran entre los cultivares. Una mayor respiración y/o una mayor partición a estructuras subterráneas provocarían una disminución de la EUR aérea, ya que ambas disminuirán el componente biomasa aérea alcanzada, en el caso del cultivar trifoliado, es posible que la reducción en la EUR aérea se deba a un efecto sobre alguno de estos mecanismos, sin embargo las mediciones realizadas no permiten hacer inferencias al respecto.

2.5. CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos en este experimento demuestran la existencia de características diferenciales en el cultivar multifoliado en relación al cultivar trifoliado, que compensan la usual caída en producción de biomasa aérea al generarse un arreglo espacial desfavorable por el aumento de la distancia entre hileras a la siembra. El resultado es coincidente con la no reducción en la $fRFAA$ ni la EUR, como tampoco en la estructura del canopeo caracterizada mediante el IAF y la calidad espectral de la luz. Estos resultados permiten corroborar la hipótesis planteada que sostiene que el mayor grado de foliosidad (dimensión vertical) del canopeo genera compensaciones al efecto desfavorable que ocasiona la mayor distancia entre las hileras a la siembra en pasturas de alfalfa. Esta información resulta de interés, en relación al uso de este tipo de cultivares, ampliar su utilización y selección genética de materiales promisorios de modo ser incluidos en siembras donde no se pueda evitar el uso de distancias entre hileras a la siembra mayores a la óptima.

CAPITULO III

ESTACIONALIDAD DE LA PRODUCCIÓN DE BIOMASA AÉREA Y DE LOS COMPONENTES DEL MODELO RADIATIVO EN CANOPEOS PUROS Y MEZCLAS DE ALFALFA Y FESTUCA ALTA

3.1. INTRODUCCIÓN

3.1.1. Antecedentes

Las mezclas asociadas de leguminosas y gramíneas forrajeras son un recurso forrajero usualmente utilizado en los sistemas ganaderos de nuestro país y del mundo por sus múltiples ventajas: complementariedad en la oferta y calidad del forraje (Husse et al. 2016), fijación biológica de nitrógeno (Louarn et al. 2015), reducción del riesgo de timpanismo (Bretschneider 2010), mayor estabilidad en el rendimiento frente a la variabilidad ambiental (Haughey et al. 2018), entre otros. Las especies y cultivares combinados dependen de las características edafo-climáticas de cada región y ambiente, en el caso de la región pampeana la asociación de alfalfa y festuca es ampliamente utilizada (Scheneiter y Amendola 2009; Kloster y Zurbriggen 2019). La alfalfa es la especie forrajera históricamente más utilizada en nuestro país (Basigalup et al. 2007), mientras que la festuca es la gramínea perenne más importante teniendo un nicho ecológico-productivo amplio en la región pampeana (Scheneiter et al. 2016).

En la asociación gramínea/leguminosa existen aspectos fisiológicos y morfológicos que afectan la competencia entre ambos componentes de las mezclas (Haynes 1980). Como aspecto fisiológico se encuentra la fijación biológica de nitrógeno; la transferencia del mismo hacia la gramínea fue comparada en mezclas de alfalfa con festuca y en mezclas de trébol blanco con festuca (Louarn et al. 2015) encontrando una

diferencia entre ambas leguminosas, ya que si bien la alfalfa produjo más biomasa y fijó más nitrógeno, la transferencia hacia festuca fue menor que en trébol blanco, debido a que este último tiene una mayor tasa de recambio de tejidos.

Otro aspecto ecofisiológico se refiere al período y la tasa de crecimiento de las especies que componen las mezclas binarias. La estacionalidad del crecimiento fue abordada por Scheneiter y Améndola (2009) los cuales compararon una mezcla de alfalfa sin latencia invernal y festuca ecotipo continental (i.e. crecimiento de ambas especies más solapado en el tiempo) con una mezcla de alfalfa con latencia intermedia y festuca ecotipo mediterráneo (i.e. crecimiento más separados en el tiempo). En dicho ensayo, la primera mezcla tuvo mayor producción en verano mientras que la segunda presentó mayor biomasa a la salida del otoño y el invierno, con similar producción de carne entre ambas. Por otra parte, el efecto de la estructura del canopeo en mezclas forrajeras y su efecto sobre la fracción de radiación absorbida (f RFAA o f APAR, por su sigla en inglés) y la eficiencia en el uso de la radiación (EUR o RUE, por su sigla en inglés) fue estudiado en mezclas templadas como trébol blanco y raigrás perenne (Faurie et al. 1996), en mezclas de trébol blanco, trébol rojo, raigrás perenne y achicoria (Husse et al. 2016) y en mezclas de especies tropicales como *Arachis pintoï* y *Digitaria decumbens* (Cruz y Sinoquet 1994). Sin embargo, dichos estudios implicaron la participación de leguminosas con un hábito de crecimiento contrastante al de alfalfa. Por un lado, trébol blanco (Faverjon et al. 2017) especie estolonífera con alta plasticidad en la elongación de los peciolo y *Arachis pintoï*, también rastrera y estolonífera. Por otro lado, trébol rojo, que parte del año se encuentra en estado de roseta (otoño-invierno) y otra parte del año de crecimiento más erecto (primavera-verano) (Maddaloni y Ferrari 2005). Sin embargo, ninguna de las tres despliega un hábito de crecimiento similar al de alfalfa. Las gramíneas de los estudios mencionados también fueron contrastantes respecto a festuca, dado que en un caso se

trató de una especie megatérmica *Digitaria decumbens* y en el otro se trató de una de menor porte, el raigrás perenne. En estos antecedentes, las diferencias en la morfología y en la estacionalidad del crecimiento de las especies que componen las mezclas determinaron respuestas diferentes sobre los componentes del modelo radiativo al asociar especies gramíneas y leguminosas.

Faurie et al. (1996) analizaron el efecto del agregado de nitrógeno sobre los componentes del modelo radiativo, $fRFAA$ y la EUR, en la mezcla de raigrás perenne y trébol blanco. En dicha mezcla y sin agregado de nitrógeno, el trébol blanco captura más radiación (mayor $fRFAA$) que raigrás perenne, debido a que sus hojas planófilas se disponen en el estrato superior del canopeo. En cambio, cuando se fertiliza con nitrógeno, la gramínea logra capturar más $fRFAA$ en perjuicio del trébol blanco. Sin embargo, para ambas especies, cuando se hallan en condiciones de menor captura de radiación, la EUR es mayor, compensando así la menor $fRFAA$, lo cual se explicaría porque las hojas no se hallan en plena exposición lumínica, y la eficiencia fotosintética es mayor. Este compromiso colabora en mantener el balance de ambas especies en la mezcla, por lo que la competencia por radiación, no sería según los autores un motivo de exclusión entre ambas especies.

En ambientes tropicales, y con especies megatérmicas, Cruz y Sinoquet (1994) evaluaron el efecto de las mezclas versus las monoculturas de *Arachis pintoi* y *Digitaria decumbens*, y el efecto del agregado de nitrógeno sobre la producción de biomasa aérea y los componentes del modelo radiativo. Sin agregado de nitrógeno, la monocultura de *Arachis pintoi* es más productiva que la mezcla con *D. decumbens*. Esto se debió a que la competencia interespecífica es muy fuerte con una dominancia de la gramínea que determina que en la mezcla la $fRFAA$ de *A. pintoi* se reduzca a un cuarto de la $fRFAA$ de la monocultura, reduciendo además la $fRFAA$ total de la mezcla. Es decir, la gramínea

no compensa la caída en la f RFAA de la leguminosa. La EUR de cada especie por separado y de la mezcla fueron similares. Por lo tanto, no existió tampoco una mayor EUR de la leguminosa por estar las hojas sombreadas que permita compensar la menor f RFAA, ni una mayor EUR de la gramínea por una mejor condición nitrogenada debido al aporte de la leguminosa. Estos resultados difieren de los de Faurie et al. (1996) donde sí se registraron compensaciones entre la f RFAA y la EUR. A su vez con nitrógeno, si bien la producción de biomasa aérea se incrementó fuertemente en la monocultura de la gramínea como en la mezcla, fue debido a una total dominancia de la gramínea, que incrementó tanto la f RFAA como la EUR. Si bien ambas especies son rastreras, es factible que el mayor porte (altura) que puede alcanzar la gramínea megatérmica *Digitaria decumbens* hayan determinado niveles de competencia interespecífica muy elevados sobre la leguminosa *Arachis pintoi*.

Husse et al. (2016) evalúan el efecto de las mezclas en comparación con las monoculturas de trébol blanco, trébol rojo, raigrás perenne y achicoria en un ambiente de buena fertilidad hallando una respuesta divergente a los dos trabajos comentados anteriormente, porque no encuentran un efecto sobre los componentes del modelo radiativo. El incremento en la producción de biomasa aérea en mezclas binarias no se explicó por una mejora de la f RFAA, y tampoco hallan un patrón claro en la EUR. Los autores discuten que se trataría de un efecto de la mayor asincronía: diferente estacionalidad en los períodos y tasas de crecimiento de cada componente, más que un efecto de arquitectura del canopeo. Esto es diferente a lo hallado en suelos con menor fertilidad, donde las mezclas permiten elevar la f RFAA con respecto a las monoculturas (Spehn et al. 2000). Es decir, aparte de la identidad y las características intrínsecas de cada una de las especies forrajeras participantes de las mezclas también influye la estacionalidad y por ende la duración del experimento en la acumulación de biomasa

aérea. En resumen, la variabilidad en los resultados informados en la bibliografía indica una respuesta diferente de la producción de biomasa aérea y de los componentes del modelo radiativo de acuerdo a las especies componentes de las mezclas y su estacionalidad durante el período experimental y al manejo agronómico (*i.e.* fertilización nitrogenada).

Alfalfa se diferencia con respecto a otras leguminosas en el período y la tasa de crecimiento al tener un crecimiento activo la mayor parte del año, especialmente en los cultivares sin latencia invernal (Basigalup et al. 2007) y se diferencia también en su morfología por la formación de corona, la elongación del eje principal y consecuentemente el mayor porte (Faverjon et al. 2017). Festuca se diferencia de otras gramíneas templadas, pasto ovillo (*Dactylis glomerata*) y raigrás perenne, por la mayor adaptación de esta especie a ambientes más cálidos (Reed 1996), asociada a una mayor resistencia a la sequía estival mejorando así su persistencia en dichos ambientes (Anderson et al. 1982). A su vez dentro de la especie festuca los diferentes ecotipos, continental y mediterráneo, varían en el período y la tasa de crecimiento, siendo la tasa de crecimiento mayor en primavera-verano para el ecotipo continental, y mayor en invierno para el ecotipo mediterráneo (Mazzanti y Arostegu 1985). La diferente estacionalidad se visualiza en una mayor capacidad de carga en otoño-invierno en el ecotipo mediterráneo y en primavera-verano en el ecotipo continental (Lattanzi et al. 2007). Además, existen variaciones en la morfología, siendo el ecotipo mediterráneo de menor tamaño de planta y mayor cantidad de macollos (Assuero et al. 2000). A pesar del uso difundido de esta mezcla, alfalfa y festuca, hasta el momento no fue analizado el efecto de la arquitectura del canopeo en los componentes del modelo radiativo en mezclas binarias de alfalfa y festuca en comparación con sus respectivas monoculturas.

3.1.2. Objetivo

Comprender la dinámica de la producción de biomasa aérea y los componentes del modelo radiativo (f RFAA y EUR) ante cambios en la estructura vertical del canopeo causados por la composición específica de la pastura (especies y cultivares con rasgos diferenciales).

3.1.3. Hipótesis

Hipótesis 2: La inclusión de gramíneas forrajeras (*i.e.* festuca) con diversa estacionalidad en una pastura base alfalfa aumenta la estabilidad temporal de la f RFAA y de la EUR

Hipótesis 3: La inclusión de gramíneas forrajeras (*i.e.* festuca) con diversa estacionalidad en una pastura base alfalfa reduce la f RFAA y la EUR potencial del canopeo.

Hipótesis 4: La inclusión de gramíneas forrajeras (*i.e.* festuca) ecotipo mediterráneo en una pastura base alfalfa aumenta la estabilidad estacional de la producción de biomasa aérea porque mantiene la f RFAA y la EUR a lo largo del año.

3.2. MATERIALES Y MÉTODOS

3.2.1. Sitio experimental

El experimento fue llevado a cabo por dos años sucesivos o ciclos de producción (desde mayo de 2016 a mayo de 2018) en el Noroeste de la provincia de Buenos Aires, en la EEA Pergamino de INTA (Latitud: 33°34' Sur; Longitud: 60°34' Oeste), Argentina. El clima de la región es templado con una temperatura media anual de 16.6° C, la temperatura media del mes más frío (Julio) de 9.8° C y la temperatura media del mes más

cálido (Enero) de 23.3° C, con una lluvia anual acumulada de 986 mm promedio para el período 1967-2017. Las precipitaciones estuvieron por encima del promedio histórico en ambos años experimentales (1146 mm en 2017; 1102 mm en 2018) (Figura 3.1). El experimento se llevó a cabo en un lote con suelo Argiudol típico Serie Pergamino. En el momento de la siembra se efectuó un muestreo del suelo hasta una profundidad de 15 cm. El mismo presentó un contenido de materia orgánica de 2.9% (Walter & Black micro), pH actual (en agua) de 6 y 24.7 ppm de fósforo (Bray y Kurtz 1). El suelo se preparó mediante labranza convencional con dos labores de rastra de discos y una labor con rastra de dientes para uniformar el terreno.

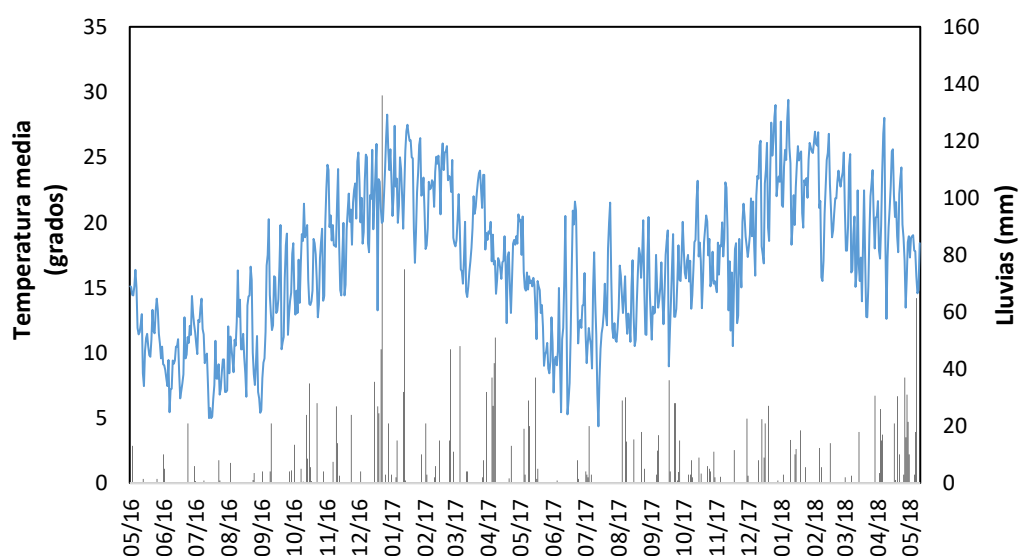


Figura 3.1. Temperatura media diaria (°C) representada por la línea azul y lluvias diarias (mm) representada por las columnas negras durante el período experimental en la EEA INTA Pergamino, Buenos Aires, Argentina

3.2.2. Material vegetal, diseño experimental y tratamientos

Las pasturas fueron sembradas a mano durante el otoño de 2016 (principios de mayo). Se instaló un sistema de irrigación por aspersión permanente para asegurar una implantación homogénea de las pasturas, evitar condiciones de sequía transitoria y minimizar la cantidad de material senescente acumulado durante los períodos experimentales. Se realizaron cinco irrigaciones aplicadas durante el período de implantación (mayo a

septiembre) sumando 55 mm y dos irrigaciones durante la primavera del primer año de producción sumando 24 mm. Durante el segundo año de producción se realizaron irrigaciones ocasionales durante los períodos de crecimiento de primavera tardía, verano y verano tardío.

El cultivar de alfalfa utilizado fue Bar Pal 9242 (Barenbrug-Palaversich S.A., Pergamino, Argentina), sin reposo invernal. El peso de 1000 semillas fue de 4 g para las semillas peleteadas con inoculante de *Sinorhizobium meliloti* y fungicida, siendo 94% el poder germinativo. Los cultivares de festuca alta utilizados fueron del ecotipo del norte de Europa, o también llamado continental, cultivar Palenque plus INTA (Picasso S.A., Buenos Aires, Argentina) con un peso de 1000 semillas de 2.5 g con un poder germinativo del 93% y el ecotipo mediterráneo cultivar Flecha (Gentos S.A., Pergamino, Argentina) con un peso de 1000 semillas de 1.5 g con un poder germinativo del 84%. Ambos cultivares de festuca alta se utilizaron con semillas sin peletear. Los cultivares de festuca alta difieren en su fenología, ya que en el ecotipo mediterráneo su producción está concentrada durante el otoño-invierno-primavera, mientras que el ecotipo continental está más distribuido a lo largo del año.

El diseño experimental fue de bloques completos al azar (n=5) considerando como factor de bloqueo la pendiente del terreno. Cada unidad experimental fue una parcela de 1.50 m de ancho por 5 m de largo (7.5 m²). Los tratamientos consistieron en siete tipos de canopeos compuestos por pasturas con diferente composición específica (7 pasturas × 5 repeticiones = 35 parcelas) (Figura 3.2): i) Alfalfa pura (AA), ii) Festuca ecotipo continental pura (FC), iii) Festuca ecotipo mediterráneo pura (FM), iv) Mezcla binaria de alfalfa y festuca ecotipo continental (AA_FC), v) Mezcla binaria de alfalfa y festuca ecotipo mediterráneo (AA_FM), vi) Mezcla de alfalfa, festuca ecotipo continental y festuca ecotipo mediterráneo (AA_FC_FM), y vii) Mezcla de festuca de ambos ecotipos

continental y mediterráneo (FC_FM). Todas las pasturas fueron sembradas con alta densidad para obtener 300 plantas m^{-2} considerando un coeficiente de implantación del 0.6 debido a fallas. En el caso de las mezclas binarias fueron sembradas en hileras alternas, una hilera de alfalfa alternada con una hilera de festuca alta, con una distancia entre hileras a la siembra de 17.5 cm, correspondiendo la densidad de plantas de 50% alfalfa y 50% festuca alta. El tratamiento que consistió en la mezcla de los dos ecotipos de festuca (FC_FM) las semillas fueron mezcladas previo a la siembra, de esta forma ambos ecotipos estuvieron presentes en cada hilera de siembra. La mezcla de alfalfa con los dos ecotipos de festuca (AA_FC_FM) fue hecha con el mismo criterio que las otras mezclas binarias, una hilera de alfalfa alternada con una hilera de festuca, que en esta ultimo incluyó la mezcla de ambos ecotipos.



Figura 3.2. Vista general del experimento. Se observa el detalle de los diversos tipos de canopeos compuestos por monoculturas de alfalfa (AA) y de festuca ecotipo de crecimiento continental (FC) (cv. Palenque Plus) y ecotipo de crecimiento mediterráneo (FM) (cv. Flecha), y para las respectivas mezclas binarias de ambas especies y ecotipos.

3.2.3. Variables de respuesta evaluadas

3.2.3.1. Producción de biomasa aérea

El primer corte se realizó a los 145 días desde la siembra (771° C día), por lo que el invierno del primer año transcurrió como período de implantación. Las mediciones se realizaron desde el inicio de la siembra (mayo de 2016) de las pasturas durante dos años o ciclos de producción (hasta mayo de 2018). El experimento fue manejado mediante cortes frecuentes siendo la frecuencia de 450 ± 50 grados días de acumulación térmica para cada período de crecimiento teniendo en cuenta la vida media foliar de la festuca (Lemaire et al. 2009) para evitar la senescencia natural. Esta suma térmica evitaría también la acumulación de material senescente en alfalfa porque gran parte de los períodos de crecimiento ocurren con baja tasa de senescencia que recién se incrementa a partir de la aparición del noveno nudo (Brown et al. 2005). Durante el otoño, la frecuencia de corte de todas las parcelas experimentales fue definida cuando las plantas de alfalfa estaban en floración para permitir la recuperación de las reservas de las plantas. Es sabido que una elevada frecuencia de defoliación en esta estación afectaría la producción de materia seca debido a una menor partición a órganos subterráneos (*i.e.* reservas) resultando en una capacidad fotosintética disminuida de la pastura (Teixeira et al. 2008). Durante el transcurso del experimento se realizaron 15 cortes de evaluación de la producción de biomasa aérea. Los cortes se realizaron de forma manual con tijera sobre 1 m^2 en el área central de cada parcela, con una altura de corte de 5 cm sobre el suelo y por componente (alfalfa y festuca). Se separó también el trébol blanco de crecimiento espontáneo, que fue incluido en el componente leguminosa (alfalfa), ya que es un componente funcionalmente similar y minoritario; menor al 5% de la biomasa. Se registró el peso fresco del material cosechado y se tomaron muestras de cada componente para estimar el porcentaje de materia seca del forraje en cada parcela. Dichas muestras fueron

secadas en estufa (60°C) durante 48 h. Los valores se convirtieron a materia seca y se estandarizaron a una misma unidad de superficie (hectárea) para las comparaciones entre tratamientos. En los casos donde se observaron otros componentes en las parcelas (malezas y material muerto) se tomó una muestra y se realizó la separación de los componentes adicionales para estimar su proporción.

3.2.3.2. Intercepción (f RFAA) y eficiencia en el uso de la radiación (EUR)

En ocho períodos de crecimiento (verano tardío, otoño del 1° año, invierno, fin de invierno, primavera, fin de primavera, verano y otoño del 2° año) se estudió periódicamente la intercepción de radiación. En cada momento de muestreo, se procedió a medir la radiación incidente sobre el canopeo y la fracción de la radiación transmitida a través del mismo (f RFA_t o f PAR_t) con una barra medidora del flujo de fotones (Cavadevices, Buenos Aires, Argentina) de 12:30 a 13:30 h., preferentemente en días despejados. La barra medidora BAR-RAD 50 utiliza el método denominado PPF (Photosynthetic Photon Flux) que integra el flujo de fotones recibido en un tramo de 50 cm lineal (RFA; $\mu\text{MOL m}^{-2} \text{s}^{-1}$). La f RFA_t por el canopeo se midió ubicando la barra medidora al nivel del suelo en cinco sectores en cada parcela en forma perpendicular a las hileras, centrada en relación con las mismas. La fracción de la radiación interceptada por el canopeo (f RFA) se calculó como el cociente entre $(1 - f \text{ RFA}_t)$ y la radiación incidente.

Los componentes del modelo radiativo contemplan por un lado la acumulación de la radiación interceptada durante el período de crecimiento que es la RFAA, y surge a partir de los datos diarios de RFA incidente y de la intercepción (f RFAA), mientras que el segundo componente del modelo radiativo se refiere a la eficiencia con la cual la radiación interceptada por el canopeo es convertida en biomasa (EUR). La RFAA durante

cada período de crecimiento se calculó como la sumatoria de la RFA incidente de cada día multiplicada por la f RFAA correspondiente. La RFA incidente se obtuvo a partir de la radiación global incidente registrada *in situ* mediante la estación meteorológica de la EEA INTA-Pergamino afectada luego por el coeficiente de 0.45 para convertir la radiación global incidente en radiación fotosintéticamente activa (Monteith 1972). Por interpolación lineal entre mediciones de f RFAA se estimaron los valores diarios de f RFAA. Por otra parte, en este experimento se estimó la EUR como el cociente entre la producción de biomasa y la RFAA para cada período de crecimiento.

3.2.3.3. Índices de estabilidad (IE) y de sincronidad (IS) de la producción de biomasa

Con el objetivo de caracterizar la estabilidad en la producción de las pasturas se estimó el índice de estabilidad (IE o SI, por su sigla en inglés) de la producción de biomasa aérea que cuantifica la estabilidad temporal de la producción de biomasa aérea forrajera, excluyendo malezas y material muerto (Finn et al. 2013). El IE fue calculado como el cociente entre el promedio de la producción de biomasa aérea para los quince cortes de evaluación y la desviación estándar entre fechas de corte para cada parcela (Isbell et al. 2009). Adicionalmente, para estudiar la estabilidad en los componentes del modelo radiativo (RFAA y EUR) en los ocho períodos de crecimiento donde los mismos fueron evaluados se estimó el IE para la RFAA y para la EUR como el cociente entre el promedio de la RFAA y de la EUR para los ocho períodos de crecimiento y la desviación estándar de la RFAA y EUR entre fechas de corte para cada parcela, respectivamente. Un valor más elevado del IE indica una mayor estabilidad en la variable en cuestión, es decir una menor variabilidad temporal.

$$IE = \frac{\text{Promedio}}{\text{Desvío estándar}} \quad (\text{Ec. 4})$$

Por otra parte, el índice de sincronicidad (IS o SI, por su sigla en inglés) permite estudiar el solapamiento en la producción de biomasa aérea entre los componentes forrajeros integrantes de las mezclas. Este índice fue calculado de acuerdo a Loreau y Mazancourt (2008) y Husse et al. (2016) que considera la biomasa por especie (alfalfa, festuca y trébol blanco) de las quince cosechas mediante la siguiente función:

$$IS = \frac{\sigma_{Total}^2}{(\sum_{i=1}^S \sigma_i)^2} \quad (\text{Ec. 5})$$

Donde, σ_{Total}^2 es la varianza temporal para la producción de biomasa aérea total, es decir la varianza entre fechas de corte para cada parcela, S es el número total de especies en las mezclas, σ_i es la desviación total de cada especie i en la mezcla. El IS varía entre 0 y 1, en la medida que es más cercano a 0, significa mayor asincronía entre las especies que componen la mezcla, es decir un menor solapamiento temporal en la producción de biomasa aérea entre los componentes forrajeros integrantes de las mezclas.

3.2.4. Análisis estadísticos

Las dinámicas de la producción de biomasa aérea, la RFAA y la EUR se analizaron en un diseño de bloques completos al azar, el tratamiento (tipo de canopeo) y medidas repetidas en el tiempo (período de crecimiento), considerando la interacción entre estas dos últimas fuentes de variación. Para los análisis se utilizó el procedimiento MIXED del paquete estadístico SAS v9.1.3 (SAS Institute, Cary, NC. 2004). Para la producción de biomasa aérea acumulada y los índices estabilidad y sincronicidad que son variables puntuales se efectuaron análisis de la varianza considerando el efecto del bloque y el tipo de canopeo y corroborando los supuestos de normalidad y homogeneidad de las varianzas con el

paquete estadístico Infostat v. 2018 (Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina). Cuando se detectaron diferencias significativas entre tipos de canopeos las mismas se evaluaron por medio de comparaciones múltiples con la prueba de diferencias mínimas significativas (DMS). Adicionalmente, los análisis de regresión y las correlaciones entre las variables evaluadas se realizaron mediante el paquete estadístico Infostat v. 2018 (Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina).

3.3. RESULTADOS

3.3.1. Producción de biomasa aérea

La producción de biomasa aérea acumulada en los quince períodos de crecimiento sucesivos (2 años) fue en términos absolutos mayor en la monocultura de alfalfa, pero similar estadísticamente al de las mezclas binarias (independientemente del ecotipo de festuca presente), mientras que las monoculturas de festuca fueron el tipo de canopeo menos productivo ($p < 0.05$). Al analizar la producción de biomasa aérea acumulada de cada componente (alfalfa y festuca) por separado (Figura 3.3) se observa que la producción de las mezclas binarias, tuvieron menor producción de alfalfa que la monocultura de alfalfa ($28.913 \text{ kg MS ha}^{-1}$), lo cual era esperable teniendo en cuenta que se redujo la superficie sembrada con alfalfa en un 50 % (hilera alternas): Ahora bien, el impacto del cultivar de festuca con diferente estacionalidad tuvo un efecto significativo. Se destacó la mezcla con el cultivar mediterráneo donde la producción de alfalfa se redujo en un 33% si se considera la superficie total ($19.314 \text{ kg MS ha}^{-1}$), sin embargo si se considerará la producción estandarizada por la superficie de alfalfa sembrada (50% de la superficie) la producción de alfalfa aumentaría en un 34% sobre la monocultura de alfalfa ($38.628 \text{ kg MS ha}^{-1}$). En la mezcla con ambos ecotipos se redujo un 42% si se considera

la superficie total ($16.668 \text{ kg MS ha}^{-1}$), al estandarizar por la superficie sembrada la producción de alfalfa también aumentaría en un 15% con respecto a la monocultura de alfalfa ($33.336 \text{ kg MS ha}^{-1}$). Por último, en la mezcla con el ecotipo continental se redujo en un 48% ($14.995 \text{ kg MS ha}^{-1}$), este último muy similar a la reducción en la superficie sembrada, al estandarizar por la superficie sembrada la producción de alfalfa es la más similar a la monocultura de alfalfa ($29.990 \text{ kg MS ha}^{-1}$). Al analizar el comportamiento de la producción de festuca se observa un patrón diferente que en la alfalfa, independientemente de la estacionalidad del cultivar de festuca presente, las mezclas binarias tuvieron en todos los casos, en mitad de la superficie igual producción que las respectivas monoculturas de festuca.

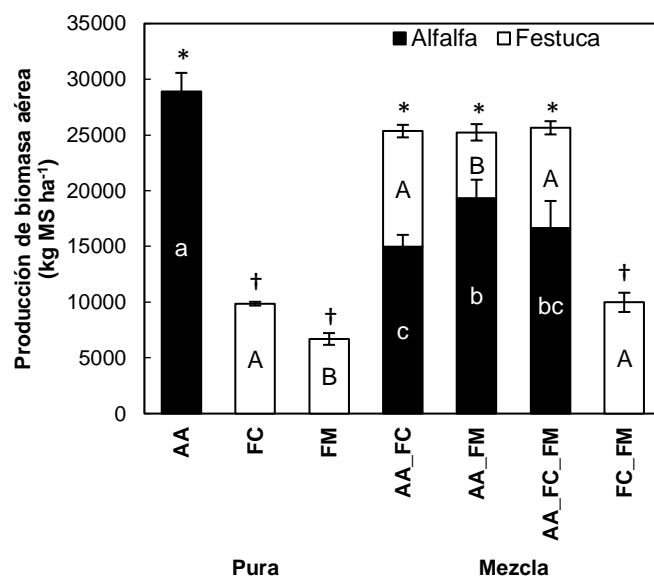


Figura 3.3. Producción de biomasa aérea acumulada (kg MS ha^{-1}) durante dos años (15 períodos de crecimiento sucesivos) por componente (alfalfa y festuca) para diversos tipos de canopeos compuestos por monoculturas de alfalfa (AA) y de festuca ecotipo de crecimiento continental (FC) (cv. Palenque Plus) y ecotipo de crecimiento mediterráneo (FM) (cv. Flecha), y para las respectivas mezclas binarias de ambas especies y ecotipos. Los valores son medias \pm ES de cinco bloques. Letras minúsculas y mayúsculas distintas indican diferencias significativas en la producción de biomasa aérea de alfalfa y festuca, respectivamente (DMS; $p < 0.05$). Símbolos diferentes (* y †) indican diferencias significativas para la producción total de biomasa aérea (DMS; $p < 0.05$).

Para estudiar la estacionalidad de la producción de biomasa aérea se analizaron ocho períodos de crecimiento, en los mismos la interacción entre el período y el tipo de canopeo fue altamente significativa ($p < 0.0001$), por lo que se analiza el efecto del tipo de canopeo dentro de cada período considerando medidas repetidas en el tiempo. El efecto del tipo de canopeo sobre la producción de biomasa aérea fue altamente significativo en todos los períodos de crecimiento ($p < 0.0001$). La monocultura de alfalfa siempre fue un canopeo que se ubicó entre los más productivos (Figura 3.4) en la mayoría de los períodos ($p < 0.05$), diferenciándose significativamente de al menos una mezcla binaria de alfalfa con festuca, en cinco de los ocho períodos de crecimiento (verano tardío y otoño del primer año, y primavera, primavera tardía y verano del segundo año), de acuerdo a las variaciones en el crecimiento por la presencia de ecotipos de festuca con diferente estacionalidad. En el período de crecimiento de fin de invierno del segundo año la monocultura de alfalfa produjo menos biomasa aérea que cualquiera de las mezclas binarias de alfalfa con festuca.

El ecotipo de festuca presente en la mezcla binaria con alfalfa afectó la producción de biomasa aérea según la estación; en tres períodos de crecimiento la mezcla binaria de alfalfa con festuca ecotipo mediterráneo produjo más que la mezcla con festuca ecotipo continental (invierno, primavera tardía y verano del segundo año), en invierno por un mayor aporte de la festuca ecotipo mediterráneo acorde con su estacionalidad, mientras que en primavera tardía y verano por el mayor aporte de alfalfa dentro de estas mezclas. En cambio, en invierno tardío la mezcla binaria de alfalfa con festuca ecotipo continental produjo más que la mezcla con festuca ecotipo mediterráneo, acorde con la estacionalidad de este ecotipo de festuca que retoma el crecimiento más activo.

En todos los períodos de crecimiento las monoculturas de festuca fueron el tipo de canopeo menos productivo independientemente del ecotipo de festuca. En el verano

del 2º año la producción de biomasa aérea de festuca tanto en las monoculturas como en las mezclas fue casi nula indicando una marcada latencia estival. El crecimiento de las monoculturas de festuca fue tan limitado por la falta de nitrógeno que no mostró diferencias de estacionalidad entre ecotipos, las cuales si se evidenciaron en las mezclas binarias con alfalfa.

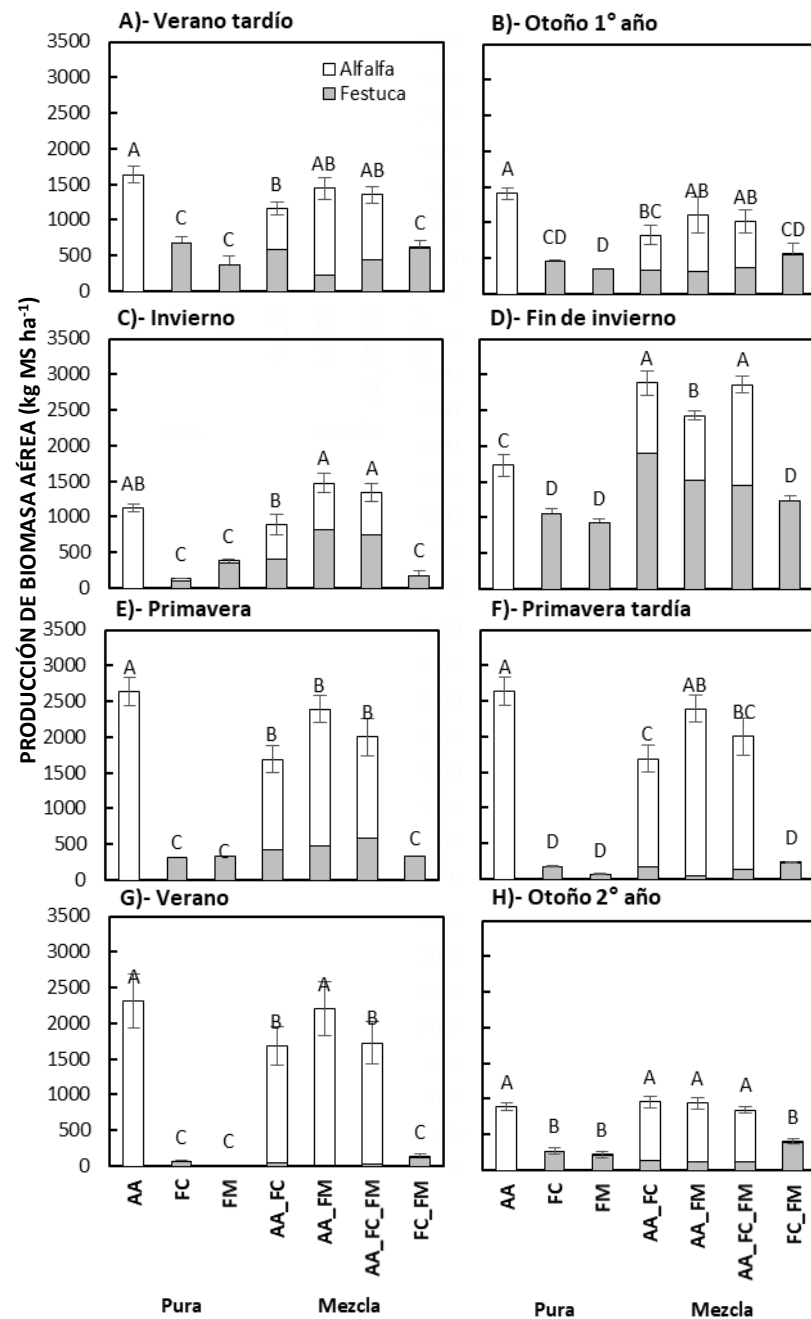


Figura 3.4. Producción de biomasa aérea (kg MS ha⁻¹) por período de crecimiento y por especie (alfalfa y festuca) para diversos tipos de canopeos compuestos por monoculturas de alfalfa (AA) y de festuca ecotipo de crecimiento continental (FC) (cv. Palenque Plus) y ecotipo de crecimiento mediterráneo (FM) (cv. Flecha), y para las respectivas mezclas binarias de ambas especies y ecotipos. Los valores son medias \pm ES de cinco bloques. Letras distintas indican diferencias significativas (DMS; $p < 0.05$).

3.3.2. Intercepción de la radiación fotosintéticamente activa (f RFAA)

El cierre del canopeo fue más rápido en la monocultura de alfalfa y se alcanzaron mayores valores de f RFAA que en el resto de los canopeos (Figura 3.5). Este patrón fue más marcado en cinco períodos de crecimiento (verano tardío, otoño, primavera, primavera tardía y verano). La f RFAA igual a 0.95, que indica una intercepción máxima relacionada con el IAF crítico y un canopeo completamente cerrado, fue alcanzada por la monocultura de alfalfa en tres de los períodos de crecimiento (verano tardío, otoño y primavera), mientras que en el resto de los períodos de crecimiento se superó siempre el 0.9 de f RFAA.

Por otra parte, hubo un importante efecto del ecotipo de festuca presente en la mezcla binaria; en la mezcla con la inclusión del ecotipo continental el progreso de la f RFAA fue todavía más lento, diferenciándose en mayor medida con la monocultura de alfalfa. Por otra parte, sólo se alcanzó el valor crítico (f RFAA = 0.95) en la mezcla binaria de alfalfa con ambos ecotipos de festuca en el período de crecimiento de otoño. La cantidad de períodos de crecimiento donde las mezclas binarias alcanzaron una f RFAA de 0.9 fue afectado según el ecotipo de festuca (mediterráneo > ambos ecotipos > continental) lo cual se debió al mayor aporte de alfalfa.

Las monoculturas de festuca y la mezcla de ambos ecotipos de festuca en todos los períodos de crecimiento presentaron un f RFAA restringida, inferior a las mezclas binarias de alfalfa con festuca y a la monocultura de alfalfa. Con el avance de la edad de la pastura la f RFAA estuvo aún más restringida, no llegando alcanzar una f RFAA de 0.5 (del invierno en adelante hasta el otoño del segundo año donde volvió a subir levemente).

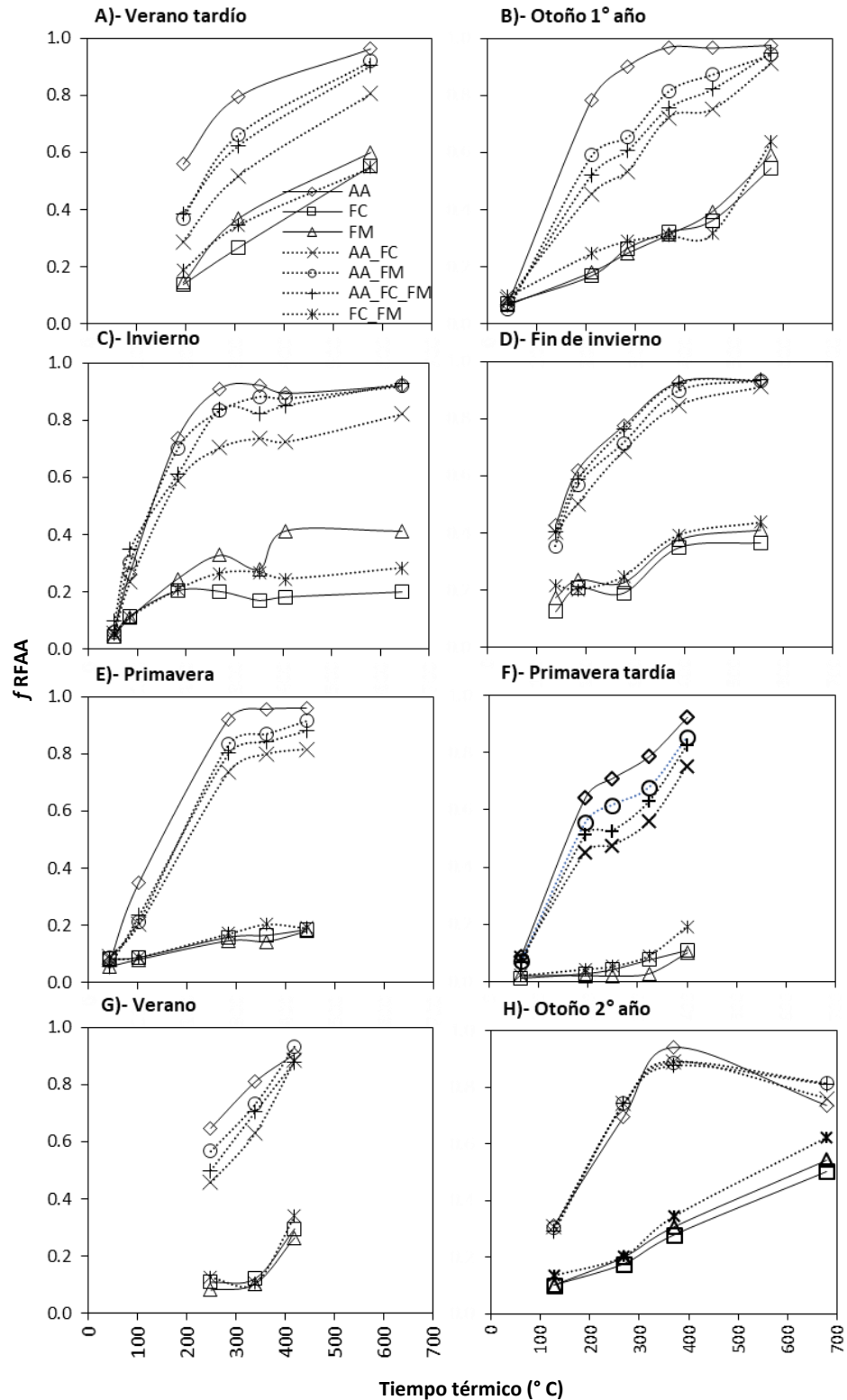


Figura 3.5. Intercepción de la radiación fotosintéticamente activa (f_{RFAA}) por período de crecimiento para diversos tipos de canopeos compuestos por monoculturas de alfalfa (AA) y de festuca ecotipo de crecimiento continental (FC) (cv. Palenque Plus) y ecotipo de crecimiento mediterráneo (FM) (cv. Flecha), y para las respectivas mezclas binarias de ambas especies y ecotipos en diversos períodos de crecimiento (verano tardío, otoño 1° año, invierno, fin de invierno, primavera, primavera tardía, verano y otoño 2° año). Los valores son las medias de cinco bloques.

3.3.3. Radiación fotosintéticamente activa acumulada (RFAA)

Para estudiar la RFAA en los ocho períodos de crecimiento la interacción entre el período y el tipo de canopeo fue altamente significativa ($p < 0.0001$), por lo que se analiza el efecto del tipo de canopeo dentro de cada período considerando medidas repetidas en el tiempo. El efecto del tipo de canopeo sobre la RFAA fue altamente significativo en todos los períodos de crecimiento ($p < 0.0001$). La monocultura de alfalfa tuvo siempre los valores más altos de RFAA (Figura 3.6) siendo en tres de ellos significativamente superior a todas las mezclas binarias de alfalfa con festuca, coincidente con aquellos períodos de crecimiento donde se alcanzó la $fRFAA$ crítica del 0.95 (verano tardío, otoño 1° año y primavera).

La RFAA de las mezclas binarias de alfalfa con festuca fue afectada fuertemente por el ecotipo de festuca presente en la mezcla. Difirió en menor medida con la monocultura de alfalfa en las mezclas con el ecotipo de festuca mediterráneo (similar en cinco de ocho períodos de crecimiento). La mezcla de ambos ecotipos de festuca con la alfalfa presentó un comportamiento intermedio (similar en tres de ocho períodos de crecimiento a la monocultura de alfalfa). En cambio, la mezcla con el ecotipo de festuca continental fue similar con la monocultura de alfalfa solo en dos de ocho períodos de crecimiento. El efecto de la estacionalidad de los distintos ecotipos de festuca habría sido un efecto indirecto sobre la $fRFAA$ y la RFAA, por el aporte diferencial de alfalfa debido al ecotipo de festuca presente, si bien no es factible separar el aporte de cada componente (alfalfa y festuca) sobre estas variables se relaciona con la producción de biomasa aérea por componente (Figuras 3.3 y 3.4) y con lo ocurrido en el testigo de la monocultura de alfalfa siempre tuvo los mayores $fRFAA$ y RFAA.

Por último, las monoculturas de festuca, coincidente con la baja $fRFAA$, siempre acumularon menos RFAA que la monocultura de alfalfa y que las respectivas mezclas

binarias de alfalfa con festuca. A diferencia de lo ocurrido para la producción de biomasa aérea, la estacionalidad de los ecotipos de festuca se manifestó en una mayor RFAA en invierno para el ecotipo mediterráneo, en cambio a fin de invierno fue mayor la RFAA en la mezcla con ambos ecotipos de festuca.

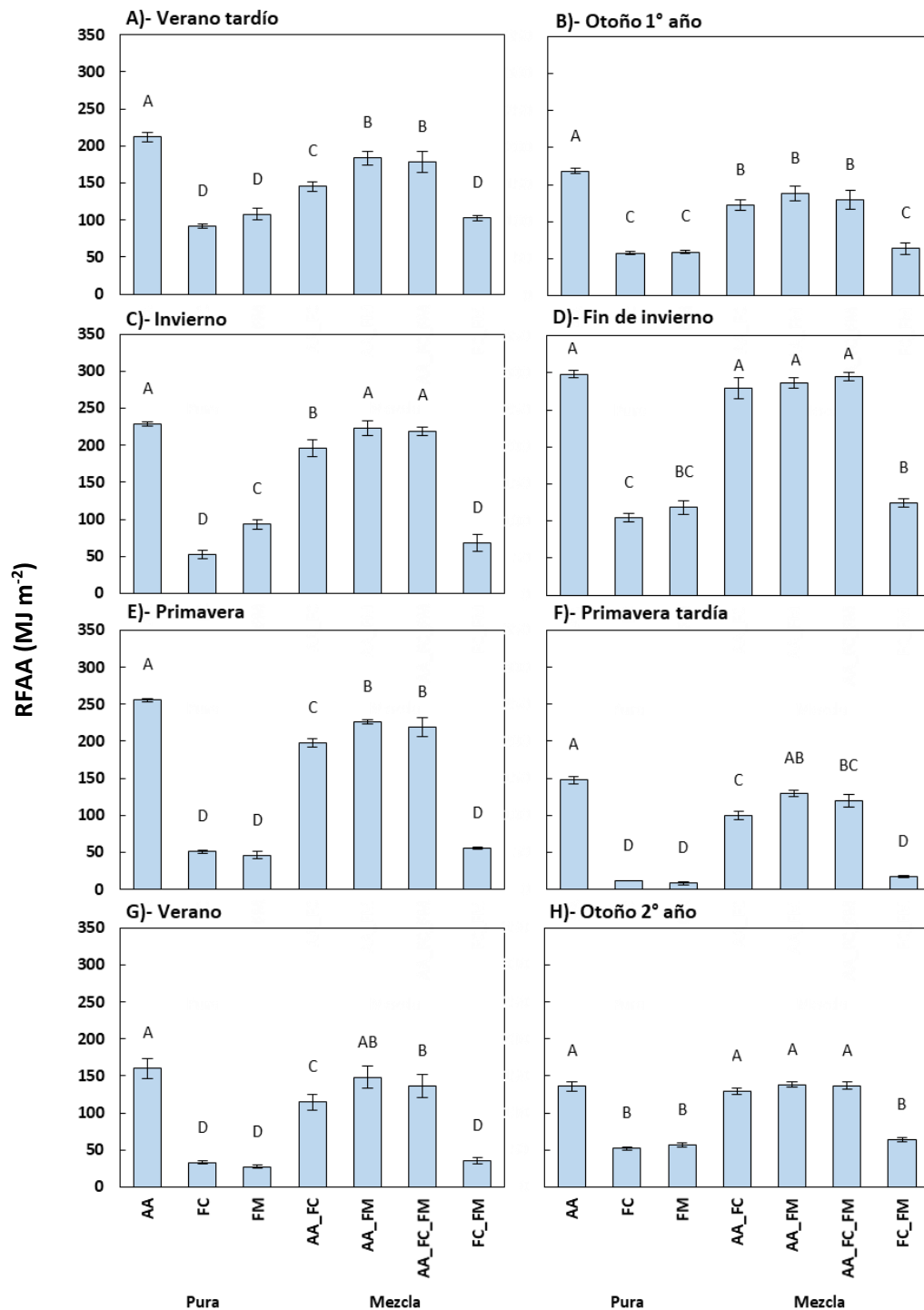


Figura 3.6. Radiación fotosintéticamente activa interceptada y acumulada (RFAA ; MJ m⁻²) por período de crecimiento para diversos tipos de canopeos compuestos por monoculturas de alfalfa (AA) y de festuca ecotipo de crecimiento continental (FC) (cv. Palenque Plus) y ecotipo de crecimiento mediterráneo (FM) (cv. Flecha), y para las respectivas mezclas binarias de ambas especies y ecotipos en diversos períodos de crecimiento (verano tardío, otoño 1º año, invierno, fin de invierno, primavera, fin de primavera, verano y otoño 2º año). Los valores son las medias \pm ES de cinco bloques. Las letras mayúsculas por encima de cada columna indican las diferencias de la comparación entre tipo de canopeos por medio de la prueba de diferencias mínimas significativas (DMS) con un valor $p < 0.05$.

3.3.4. Eficiencia en el uso de la radiación (EUR)

Para estudiar la EUR en los ocho períodos de crecimiento la interacción entre el período y el tipo de canopeo fue altamente significativa ($p < 0.0001$) por lo que se analiza el efecto del tipo de canopeo dentro de cada período considerando medidas repetidas en el tiempo. En tres períodos de crecimiento, verano tardío y otoño (del 1° y 2° año), no se hallaron diferencias en la EUR por el tipo de canopeo ($p > 0.05$) mientras que en el resto de los períodos de crecimiento el efecto del tipo de canopeo fue altamente significativo ($p < 0.005$). La monocultura de alfalfa y las mezclas binarias de alfalfa con festuca tuvieron similares EUR (Figura 3.7), excepto a fin de invierno, cuando las mezclas binarias de alfalfa con festuca superaron significativamente a la monocultura de alfalfa. Entre las mezclas binarias sólo presentaron diferencias en la EUR en primavera tardía, con mayor EUR en la mezcla con festuca ecotipo mediterráneo, aunque es probable que la mayor EUR se haya debido a un efecto indirecto por la mayor presencia de alfalfa (Figura 3.4).

Por otra parte, las monoculturas de festuca y la mezcla de ambos ecotipos tuvieron menores EUR en la mitad de los períodos de crecimiento (invierno, primavera, primavera tardía y verano). Además, existieron diferencias asociadas al ecotipo de festuca: en primavera tardía la monocultura de festuca ecotipo mediterráneo presentó menor EUR, diferenciándose en mayor medida con el resto de los canopeos, probablemente indicando su entrada en latencia más anticipada que en la festuca ecotipo continental.

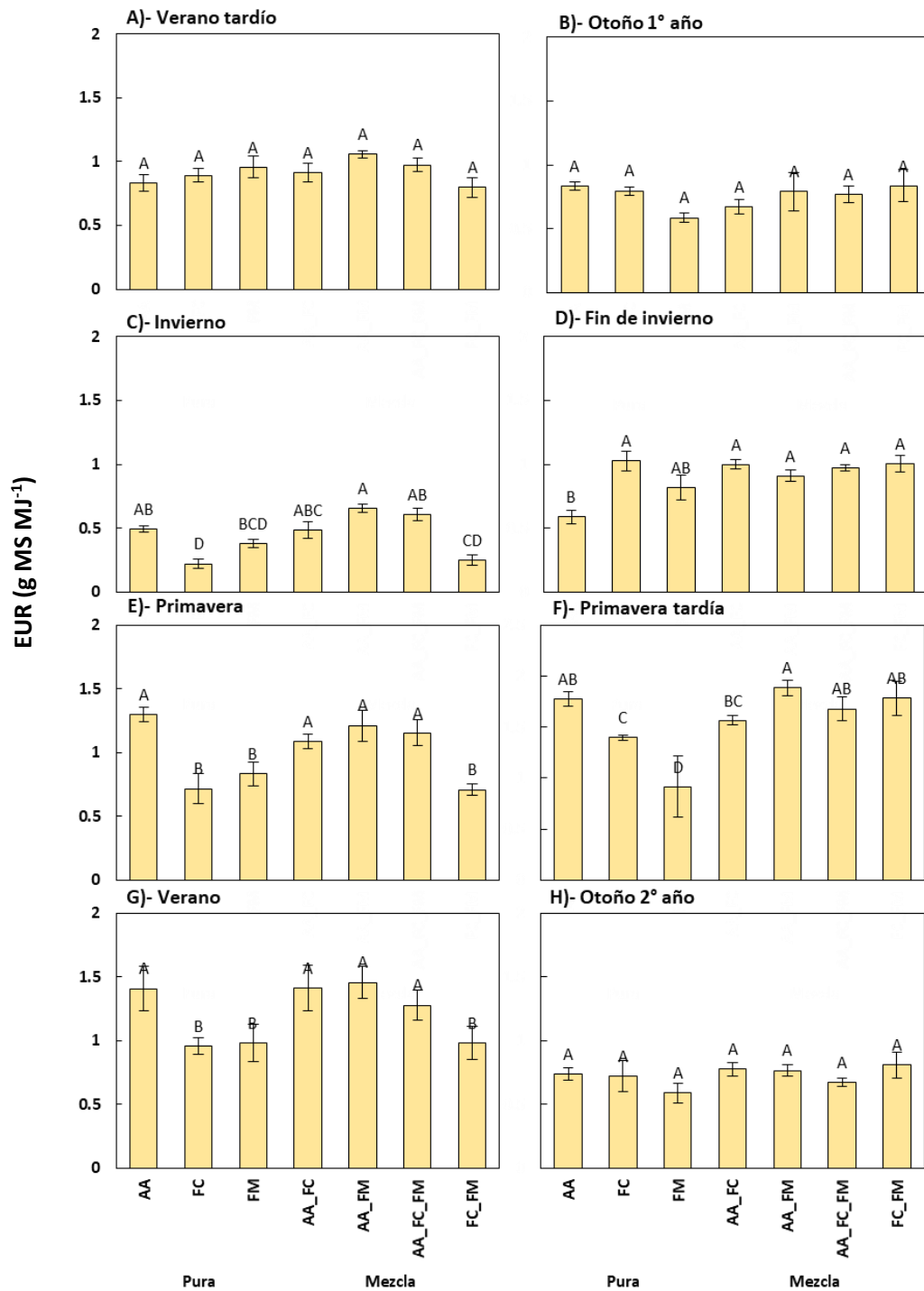


Figura 3.7. Eficiencia en el uso de la radiación (EUR ; g MS MJ⁻¹) por período de crecimiento para diversos tipos de canopeos compuestos por monoculturas de alfalfa (AA) y de festuca ecotipo de crecimiento continental (FC) (cv. Palenque Plus) y ecotipo de crecimiento mediterráneo (FM) (cv. Flecha), y para las respectivas mezclas binarias de ambas especies y ecotipos en diversos períodos de crecimiento (verano tardío, otoño 1º año, invierno, fin de invierno, primavera, fin de primavera, verano y otoño 2º año). Los valores son las medias \pm ES de cinco bloques. Las letras mayúsculas por encima de cada columna indican las diferencias de la comparación entre tipo de canopeos por medio de la prueba de diferencias mínimas significativas (DMS) con un valor $p < 0.05$.

3.3.5. Composición botánica, índices de estabilidad (IE) y sincronicidad (IS)

La composición botánica expresada en términos porcentuales sobre la biomasa acumulada en los quince períodos de crecimiento evidenció un alto porcentaje de las especies sembradas (mayor al 85%) para la mayor parte de los canopeos. La excepción fue la monocultura de la festuca ecotipo mediterráneo donde proliferaron mayor cantidad de malezas. En comparación entre mezclas binarias de alfalfa con festuca, se observó que las mezclas con festuca ecotipo continental tuvieron un mayor aporte de festuca a la biomasa total en detrimento de la alfalfa.

El índice de estabilidad para la producción de biomasa aérea considerando quince períodos de crecimiento evaluados (2 años) se vio afectado significativamente por el tipo de canopeo ($p < 0.0001$) (Cuadro 3.1). La estabilidad en la producción de biomasa aérea fue similar entre la monocultura de alfalfa y las mezclas binarias de alfalfa con festuca, y ambas tuvieron mayor estabilidad que las monoculturas de festuca y la mezcla de ambos ecotipos de festuca. Por otra parte, para el índice de sincronicidad de la producción de biomasa aérea para el mismo período se halló un efecto del tipo de canopeo ($p < 0.0001$) siendo mayor la asincronía en las mezclas binarias de alfalfa con festuca independientemente del ecotipo de festuca. Como era de esperar las monoculturas tuvieron un valor de asincronía cercano a la unidad por ser un solo componente mayoritario.

El índice de estabilidad para la RFAA y para la EUR considerando los ocho períodos de crecimiento donde se estudiaron los componentes del modelo radiativo fueron afectados significativamente por el tipo de canopeo ($p < 0.0001$). La monocultura de alfalfa fue la más estable para la RFAA junto con la mezcla binaria de alfalfa con festuca ecotipo mediterráneo. Las mezclas binarias con presencia de festuca ecotipo continental presentaron una menor estabilidad de la RFAA que la monocultura de alfalfa,

mientras que las monoculturas de festuca y la mezcla de ambos ecotipos de festuca tuvieron la menor estabilidad para la RFAA. En contraparte, las mezclas binarias con presencia de festuca ecotipo continental tuvieron mayor estabilidad para la EUR que la monocultura de alfalfa y también que la mezcla con festuca ecotipo mediterráneo. Por último, las monoculturas de festuca con presencia del ecotipo continental presentaron una estabilidad de la EUR similar a la alfalfa y menor a las mezclas binarias de alfalfa con festuca, mientras que la monocultura de festuca ecotipo mediterráneo tuvo la menor estabilidad para la EUR.

Cuadro 3.1. Efecto del tipo de canopeo sobre el Índice de Estabilidad (IE) de la producción de biomasa total aérea, de la radiación fotosintéticamente activa acumulada (RFAA) y de la eficiencia en el uso de la radiación (EUR), y sobre el Índice de Sincronicidad (IS) considerando la producción de biomasa aérea por componente (alfalfa, festuca, trébol blanco) para el conjunto de quince períodos de crecimiento para la producción de biomasa aérea y ocho períodos para los componentes del modelo radiativo durante dos años de producción para diversos tipos de canopeos compuestos por monoculturas de alfalfa (AA) y de festuca ecotipo de crecimiento continental (FC) (cv. Palenque Plus) y ecotipo de crecimiento mediterráneo (FM) (cv. Flecha), y para las respectivas mezclas binarias de ambas especies y ecotipos. Los valores son las medias \pm ES de cinco bloques. Un valor más elevado del IE indica una mayor estabilidad temporal. El IS varía entre 0 y 1, y un valor más cercano a 0, significa mayor asincronía entre las especies que componen la mezcla.

Tipo de canopeo		Alfalfa	Festuca	Trébol	Malezas	Índice de Estabilidad (IE)			Índice de Sincronicidad (IS)
		%				Producción de biomasa aérea	RFAA	EUR	Producción de biomasa aérea
Puro	AA	94.9 \pm 1.4	0	0.65 \pm 0.6	4.4 \pm 0.9	2.30 \pm 0.12 A*	3.46 \pm 0.18 A	2.21 \pm 0.13 CD	0.94 \pm 0.05 a [†]
	FC	0	93.1 \pm 1.0	0.73 \pm 0.3	6.2 \pm 0.7	1.14 \pm 0.04 B	1.90 \pm 0.07 C	2.03 \pm 0.06 DE	0.96 \pm 0.03 a
	FM	0	77.3 \pm 2.5	1.27 \pm 1.0	21.4 \pm 2.0	0.93 \pm 0.03 B	1.65 \pm 0.05 C	1.73 \pm 0.11 E	0.93 \pm 0.03 a
Mezcla	AA_FC	52.0 \pm 1.7	38.4 \pm 2.7	3.15 \pm 1.1	6.4 \pm 1.4	2.43 \pm 0.15 A	2.94 \pm 0.25 B	2.81 \pm 0.30 AB	0.22 \pm 0.03 b [†]
	AA_FM	65.9 \pm 2.3	20.6 \pm 1.3	2.09 \pm 1.2	11.4 \pm 1.9	2.43 \pm 0.27 A	3.24 \pm 0.19 AB	2.51 \pm 0.08 BC	0.27 \pm 0.03 b
	AA_FC_FM	52.2 \pm 5.3	31.6 \pm 1.5	4.69 \pm 2.0	11.6 \pm 3.0	2.61 \pm 0.20 A	2.92 \pm 0.27 B	3.05 \pm 0.26 A	0.22 \pm 0.02 b
	FC_FM	0	90.2 \pm 1.6	1.15 \pm 0.5	8.6 \pm 1.6	1.31 \pm 0.04 B	1.86 \pm 0.09 C	1.95 \pm 0.12 DE	0.95 \pm 0.02 a

*Letras mayúsculas diferentes indican diferencias significativas entre tipos de canopeo para el IE y las letras minúsculas[†] para el IS según la prueba de DMS ($p < 0.05$). Los valores son medias \pm ES de cinco bloques.

3.4. DISCUSIÓN

3.4.1. Mayor potencial productivo en la monocultura de alfalfa por mayor intercepción de la radiación

La mayor producción estacional (Figura 3.4) y un mayor valor absoluto en la producción acumulada (Figura 3.3) indican que la monocultura de alfalfa alcanzó el mayor potencial productivo, superando en 14% al promedio de las mezclas binarias de alfalfa con festuca y con gran amplitud al promedio de las monoculturas de festuca y la mezcla de ambos ecotipos de festuca. En parte, era esperable dado el potencial que tiene la alfalfa en suelos de buena aptitud (Arolfo y Odorizzi 2019; Basigalup et al. 2007), como en el que se realizó esta experiencia. En condiciones térmicas más templadas (localidad de Balcarce en el sur de la provincia de Buenos Aires) Ojeda et al. (2018) no hallaron diferencias entre la monoculturas de alfalfa y de festuca sin fertilizar y la mezcla binaria de alfalfa con festuca. Sin embargo, las temperaturas son más favorables (mayores) para expresar el potencial de la alfalfa en Pergamino (menor latitud) que en Balcarce. Las monoculturas de festuca y la mezcla de ambos ecotipos de festuca tuvieron producciones muy inferiores, tanto en comparación a la monocultura de alfalfa como a las mezclas binarias de alfalfa con festuca, en este punto es necesario remarcar que este experimento se hizo sin realizar aportes de fertilización nitrogenada lo cual seguramente limitó el crecimiento de la festuca, especie con una respuesta conocida al nitrógeno en la región (Scheneiter y Agnusdei 2011).

Cuando se analiza el impacto de la asociación de especies en las mezclas existen los conceptos de sobre-rendimiento (overyielding), y sobre-rendimiento transgresivo. Mientras que el primer concepto hace referencia a un incremento positivo de la producción de biomasa aérea de una asociación en comparación con el promedio de las monoculturas respectivas, el segundo indica una producción de biomasa aérea superior

de la asociación en comparación con la mejor monocultura (Nyfeler et al. 2009). En este experimento existió un sobre-rendimiento de las mezclas binarias (Cuadro 3.2) ya que al considerar como referencia el promedio entre la monocultura de alfalfa y de las monoculturas de festuca (muy bajo rendimiento) el valor es mayor a la unidad; no ocurriendo un sobre-rendimiento transgresivo para ninguna mezcla binaria ya que la monocultura de alfalfa alcanzó la mayor producción de biomasa aérea, siendo entonces el sobre-rendimiento transgresivo menor a la unidad. En el caso de la mezcla entre ambos ecotipos de festuca (sin alfalfa) presentó un sobre-rendimiento del 14%, mientras que el sobre-rendimiento transgresivo estuvo en la unidad. Nuestros resultados difieren de Finn et al. (2013) que comparando mezclas de cuatro especies versus sus respectivas monoculturas en 31 sitios de Europa, hallaron que en el 70% de los sitios las mezclas presentaron sobre-rendimiento transgresivo para la producción de biomasa aérea (excluyendo malezas). Bi et al. (2019) hallaron que el sobre-rendimiento transgresivo aumentaba con el paso del tiempo, incrementando el rendimiento transgresivo a medida que aumentaba la fertilización con fósforo. En el actual experimento, la mezcla binaria de alfalfa con festuca ecotipo mediterráneo incrementó el índice de sobre-rendimiento transgresivo del primer al segundo año, alcanzando la unidad sin llegar a ser positivo, y esto no ocurre en este experimento porque si bien la alfalfa produjo más por unidad de superficie en esta mezcla binaria que en la monocultura, *i.e.* reducción de la superficie del 50% con una reducción de la producción de biomasa aérea del 33%, la superficie destinada a la festuca ecotipo mediterráneo produce comparativamente mucho menos cantidad de biomasa aérea que si se hubiera sembrado con alfalfa. Una posible explicación puede estar vinculada a un déficit de nitrógeno, aun cuando la leguminosa transfiera nitrógeno fijado, lo cual es altamente probable dado el incremento de producción de la festuca en la mezcla comparación con la monocultura de festuca, *i.e.*

reducción del 50 % de la superficie sin reducción en la producción de biomasa aérea. Otra posible explicación es un potencial genético de producción de forraje mucho menor que la alfalfa. En el futuro sería conveniente la inclusión de al menos un testigo sin limitaciones nutricionales.

Cuadro 3.2. Sobre-rendimiento y sobre-rendimiento transgresivo para diversos tipos de canopeos compuestos por las mezclas de alfalfa (AA), festuca ecotipo de crecimiento continental (FC) (cv. Palenque Plus) y festuca ecotipo de crecimiento mediterráneo (FM) (cv. Flecha).

Mezcla	Sobre-rendimiento			Sobre-rendimiento transgresivo		
	1° año	2° año	Total	1° año	2° año	Total
AA_FC	1.16 ± 0.12*	1.95 ± 0.21	1.63 ± 0.07	0.81 ± 0.10*	0.81 ± 0.09*	0.86 ± 0.06
AA_FM	1.01 ± 0.11	2.39 ± 0.17	1.62 ± 0.11	0.70 ± 0.06	0.99 ± 0.03	0.85 ± 0.05
AA_FC_FM	1.26 ± 0.17	2.18 ± 0.17	1.61 ± 0.20	0.89 ± 0.14	0.90 ± 0.06	0.85 ± 0.11
FC_FM	1.15 ± 0.11	1.38 ± 0.09	1.20 ± 0.09	0.99 ± 0.13	1.29 ± 0.13	1.04 ± 0.11

*Los valores son las medias ± ES de cinco bloques.

El mayor potencial productivo de la monocultura de alfalfa estuvo explicado por la mayor *f* RFAA en este tipo de canopeos, que se diferenció del resto por una mayor velocidad en el cierre del canopeo (Figura 3.5), alcanzando valores de *f* RFAA más elevados desde etapas tempranas en el rebrote. La alfalfa genera un canopeo más planófilo, mayor coeficiente de extinción lumínica (*k*), en alfalfa (Teixeira et al. 2007b) que en festuca (Sugiyama et al. 1985). Adicionalmente, la alfalfa presenta variación de ángulos foliares dentro del canopeo (Heichel et al. 1988) y movimiento de los folíolos siguiendo al sol (Travis y Reed 1983), todos rasgos beneficiosos para la captura de la radiación. Este patrón de intercepción, además de ser elevado en la monocultura de alfalfa, se mantuvo siempre en niveles altos lo que determinó un mayor índice de estabilidad de la RFAA en este tipo de canopeo (Cuadro 3.1). El uso de tiempos térmicos entre cortes relativamente bajos beneficia de alguna manera a la alfalfa, ya que en el caso de la festuca, por su tipo de hojas erectófilas permitiría sostener un índice de área foliar (IAF o LAI, por su sigla en inglés) más elevado sin producir efectos negativos de excesiva

senescencia debido al sombreado (Duncan 1971) sin embargo al cortar frecuentemente se limita la expansión del IAF. De todas formas, este tipo de manejo de la defoliación frecuente es también recomendado para festuca por la estructura de la planta que se genera, con hojas más jóvenes y cortas, y su efecto positivo sobre la calidad forrajera (Insúa et al. 2018). La EUR no intervino en el mayor potencial productivo de alfalfa, ya que en los ocho períodos evaluados fue similar o incluso fue inferior a las mezclas binarias de alfalfa con festuca (fin de invierno) (Figura 3.7). Este resultado es diferente a lo hallado por Husse et al. (2016) donde las diferencias en la producción de biomasa aérea no se relacionan con cambios en los componentes del modelo radiativo. En cambio, coincide con lo hallado por Faurie et al. (1996) donde existe compensación entre ambos componentes del modelo radiativo, en el presente caso, las mezclas binarias compensaron la menor RFAA con una elevada EUR en todos los períodos de crecimiento, en algunos de ellos superior a la monocultura de alfalfa. Sin embargo, el resultado final, fue que las mezclas binarias de alfalfa con festuca fueron igual o incluso menos productivas, no llegando a compensar la menor RFAA con un incremento de similar magnitud en la EUR, coincidiendo con Cruz y Sinoquet (1994); la menor RFAA en las mezclas determina menor producción de biomasa aérea. Este efecto negativo de las mezclas fue de menor magnitud en la mezcla con festuca ecotipo mediterráneo, aunque por un efecto indirecto de la mayor presencia de alfalfa.

3.4.2. La estabilidad en la producción de biomasa aérea entre la monocultura de alfalfa y las mezclas binarias de alfalfa con festuca fue similar asociada a mecanismos diferentes

El índice de estabilidad de la producción de biomasa aérea en la monocultura de alfalfa fue similar que las mezclas binarias de alfalfa con festuca (Cuadro 3.1), sin embargo,

estuvo determinado por distintos mecanismos, en el caso de la monocultura de alfalfa por una mayor estabilidad en la RFAA, en cambio en las mezclas binarias de alfalfa con festuca se diferenció dependiendo del ecotipo de festuca participante. En las mezclas binarias con presencia del ecotipo de festuca ecotipo continental la estabilidad en la producción de biomasa aérea se dio por una mayor estabilidad en la EUR que en la alfalfa. En cambio, en la mezcla con el ecotipo mediterráneo la estabilidad en la producción de biomasa aérea se dio por un patrón en la estabilidad en la RFAA parecido a la alfalfa y en la EUR parecido a las mezclas binarias con festuca ecotipo continental, de alguna manera un comportamiento más intermedio. Esto determinó que la proporción de alfalfa se vio afectada de acuerdo al ecotipo de festuca presente en la mezcla binaria. En condiciones de competencia por luz, en la alfalfa se afecta el proceso de ramificación y el número de tallos por plantas (Baldissera et al. 2014). Es probable que la presencia de la festuca ecotipo continental haya determinado una competencia interespecífica con la alfalfa similar a la competencia intraespecífica que ejerce la alfalfa consigo misma, ya que el aporte de alfalfa en esta mezcla fue similar a la superficie destinada (50%). En cambio, en la mezcla de alfalfa con el ecotipo mediterráneo, la competencia interespecífica fue menor que en la mezcla de alfalfa con la festuca ecotipo continental y que la competencia intraespecífica con alfalfa misma en la monocultura, sin embargo no llegó a repercutir sobre el potencial global de la mezcla, aunque sí sobre los componentes del modelo radiativo, siendo la mezcla de alfalfa con festuca ecotipo mediterráneo más parecida a la monocultura de alfalfa. Si se pudiera aprovechar este comportamiento diferencial por la inclusión de una gramínea con una estacionalidad más concentrada cuando la alfalfa no crece activamente, festuca ecotipo mediterráneo, puede representar un potencial incremento del techo productivo de este tipo de recursos forrajeros, y de esta forma lograr el sobre-rendimiento transgresivo informado en la bibliografía; algunas vías

posibles serían la fertilización estratégica en invierno y fin de invierno y/o el uso de cultivares de festuca ecotipo mediterráneo con un mayor potencial productivo.

En diversos trabajos se ha hallado un efecto positivo de la mayor diversidad sobre la estabilidad de la producción de biomasa aérea (Hector et al. 2010; Haughey et al. 2018). En la presente experiencia no se han hallado efectos positivos ni negativos al incluir una especie, mayor diversidad, sobre la estabilidad de la producción de biomasa aérea, coincidiendo con lo hallado por Wendling et al. (2019) en cultivos de cobertura. Sin embargo, el diseño experimental planteado es limitante para estudiar el efecto sobre la diversidad ya que se estudiaron mezclas con solo dos especies. En consonancia con estos autores, la estabilidad en la producción está más bien ligada a la identidad de las especies presentes, la presencia de alfalfa es determinante de la mayor estabilidad (solo hubo menor estabilidad en las monoculturas de festuca). En el caso de Haughey et al. (2018) la mayor estabilidad estuvo en mezclas compuestas por cuatro especies, lo cual no estuvo en evaluación en este experimento.

3.4.3. Similar asincronía entre mezclas binarias de alfalfa con festuca independientemente del ecotipo de festuca

La inclusión de festuca en la mezcla binaria con alfalfa produce una asincronía en la producción de producción de biomasa aérea, lo cual impacta según el ecotipo de festuca sobre la estacionalidad de la disponibilidad de forraje, y por lo tanto de la carga animal y las ganancias de peso (Scheneiter y Améndola 2009). Sin embargo, en el presente experimento la asincronía entre las mezclas binarias si bien fue mayor que en las respectivas monoculturas, no fue afectada por el ecotipo de festuca participante en la mezcla, sea del ecotipo mediterráneo, continental o la mezcla. Es probable que además en este caso, la presencia de un solo tipo de cultivar de alfalfa (sin reposo invernal) haya

determinado que las mezclas fueran menos contrastantes en términos de estacionalidad. Si bien, los ecotipos de festuca tienen diferente estacionalidad dada la mayor producción de biomasa aérea de las mezclas de alfalfa con festuca ecotipo mediterráneo en invierno versus la mayor producción de biomasa aérea en mezclas de alfalfa con festuca ecotipo continental, en consonancia con las diferencias en la estacionalidad ya reportadas (Mazzanti y Arosteguy 1985; Lattanzi et al. 2007) esto no llegó a repercutir en la asincronía de las mezclas, es decir tuvieron diferente estacionalidad pero fueron igualmente asincrónicas. Por otra parte, a diferencia de lo hallado por Husse et al. (2016) una mayor asincronía no implicó mayor potencial de producción de biomasa aérea, una posible explicación es que en el actual experimento se utilizó una especie de gran potencial como alfalfa, especie no incluida en el mencionado estudio, que además al tratarse de un cultivar sin reposo invernal, vegeta la mayor parte de año, maximizando el aprovechamiento de los recursos del ambiente.

3.5. CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos en este experimento donde la inclusión de festuca en una pastura de alfalfa tuvo similar estabilidad de la producción de biomasa aérea que la monocultura de alfalfa por diferentes mecanismos (RFAA y EUR) permite rechazar la hipótesis 2, ya que la estabilidad no aumentó sino que se mantuvo por la inclusión de gramíneas forrajeras (*i.e.* festuca) con diversa estacionalidad. Por otra parte, los resultados permiten corroborar la hipótesis 3 que al incluir una gramínea con diversa estacionalidad disminuye el potencial productivo, aunque solamente por el efecto sobre la f_{RFAA} , ya que la EUR se mantuvo o incluso aumentó. Por último, la hipótesis 4 no se cumplió, si bien la inclusión de festuca ecotipo mediterráneo combinó alta estabilidad de la RFAA y de la EUR no llegó a reflejarse en una mayor estabilidad en la producción de biomasa aérea.

Es de interés, en relación al uso de este tipo de cultivares, ecotipos de festuca alta, considerar el objetivo que se busca al utilizar las mezclas binarias, si el objetivo es incluir otras especies pero a su vez tener un comportamiento más similar a las monoculturas de alfalfa, es claro que la mezcla binaria con festuca ecotipo mediterráneo, presentó patrones similares en ambos componentes del modelo radiativo (RFAA y EUR). En cambio, si se busca una mayor participación de la gramínea, las mezclas binarias que incluyeron festuca ecotipo continental tuvieron un mayor aporte a la producción de biomasa aérea en este componente, lo cual podría relacionarse con las características fenológicas de este ecotipo con un desarrollo menos concentrado en el tiempo que el ecotipo mediterráneo. En ambos casos hay que seguir investigando alternativas genéticas y de manejo agronómico (nitrógeno) que permitan aprovechar beneficios de las mezclas pero sin reducir el potencial productivo, o incluso aumentarlo.

CAPÍTULO IV

ESTIMACIÓN REMOTA DE LA EFICIENCIA EN EL USO DE LA RADIACIÓN (EUR), A TRAVÉS DEL ÍNDICE DE REFLECTANCIA FOTOQUÍMICA (IRF) Y DE LA FLUORESCENCIA DE CLOROFILA INDUCIDA POR EL SOL (SIF) DE ACUERDO CON LA COBERTURA FORRAJERA Y LA ESTACIONALIDAD EN PASTURAS TEMPLADAS

4.1. INTRODUCCION

4.1.1. Antecedentes

El modelo radiativo desarrollado por Monteith (1977) caracteriza la producción de biomasa aérea como el producto entre la radiación fotosintéticamente activa incidente (RFA o PAR, por su sigla en inglés), la fracción de la misma que es absorbida por el canopeo (f RFAA o f APAR, por su sigla en inglés) y la eficiencia con la cual la RFA es convertida en biomasa aérea (*i.e.* eficiencia en el uso de la radiación, EUR o RUE, por su sigla en inglés). La RFA es una variable climática asociada con el sitio y es definida por la latitud, la estación, la nubosidad y la posición topográfica en el paisaje (Spitters et al. 1986), mientras que la f RFAA incluye la dinámica intrínseca del coeficiente de extinción lumínica (k) y del índice de área foliar (IAF o LAI, por su sigla en inglés), que son principalmente determinados por la estructura del canopeo (Flènet et al. 1996) y la proporción de follaje fotosintéticamente activo. El producto entre ambos componentes RFA y f RFAA resulta en la RFA absorbida y acumulada (RFAA). El producto entre la RFAA y EUR resulta en la producción de biomasa aérea.

La EUR está principalmente asociada con la fotosíntesis, la partición de biomasa y la calidad de luz (Sinclair y Horie 1989). La EUR aérea se calcula como la relación

entre la biomasa aérea y la RFAA. Esto tiene ya descontado la respiración y la partición hacia estructuras subterráneas, tomando la consecuencia de ambos efectos:

$$EUR\ aérea = \frac{Biomasa\ aérea:(Fotosíntesis\ bruta-Respiración-Partición\ subterránea)}{RFA \times f\ RFAA} \quad (Ec. 6)$$

Las consecuencias de ambos factores, la partición radical o la respiración, son que a igual RFAA el tratamiento con mayor costo de respiración o mayor partición radical tendrá una menor biomasa aérea y por ende menor EUR aérea, *e.g.* la EUR aérea a finales de otoño baja por una mayor partición a reservas e inversamente en primavera por el uso de las reservas (Brown et al. 2006). Dentro de un mismo establecimiento, varía a lo largo de las parcelas debido a cambios en la cobertura de forraje, es decir que los cambios en la EUR están altamente asociados con la estructura del canopeo. También varía dentro de una misma cobertura específica de forraje principalmente debido a que es negativamente afectada por el estrés de nitrógeno y de agua. Adicionalmente, puede variar en consecuencia de las decisiones de manejo como fecha de siembra e inoculación microbiana (alfalfa: Sim et al. 2015; Jauregui et al. 2019), irrigación (alfalfa: Collino et al. 2005), sombreado en sistemas silvopastoriles (alfalfa: Varella et al. 2011; festuca: Feldhake y Belesky 2009), distancia entre hileras a la siembra (alfalfa: Mattera et al. 2013) y frecuencia de pastoreo (alfalfa: Teixeira et al. 2007a y b, 2008). Todos estos estudios revelan el alto grado de variación de la EUR para pasturas cultivadas asociado con el genotipo, factores ambientales y prácticas de manejo, lo cual fue recientemente profundizado en un meta-análisis para coberturas forrajeras (Druille et al. 2019), resaltando la importancia de este componente del modelo radiativo para coberturas forrajeras contrastantes en diferentes estaciones.

Los índices de vegetación derivados de sensores remotos son herramientas que pueden ser utilizadas para estimar variables biofísicas de la vegetación: producción de biomasa aérea, IAF, EUR, rendimiento, estado nutricional, entre otras (Thenkabail et al. 2000). El índice verde normalizado (IVN o NDVI, por su sigla en inglés) es la herramienta más usada, que considera la reflectancia en las zonas del rojo y del rojo lejano del espectro electromagnético para estimar la cobertura verde y la $fRFAA$. Este índice puede ser usado a diferentes escalas espaciales, desde el parche (Mayhew et al. 1984; Gallo et al. 1985; Law y Waring 1994; McNaughton et al. 1996) al globo terrestre en su totalidad (Asrar et al. 1985; Los et al. 2000; Tucker y Sellers 1986) y escala temporal, desde meses (Grigera et al. 2007; Caride et al. 2012) a años (Paruelo et al. 1997). Un aspecto importante del uso del IVN para estimar la $fRFAA$ es que una calibración común ajusta para distintos tipos de canopeos desde pasturas cultivadas y pastizales hasta cultivos para grano en secano (Grigera et al. 2007; Caride et al. 2012) pero es fuertemente dependiente del sensor remoto utilizado como fuente para la adquisición del IVN (Pellegrini et al. 2020). Como consecuencia, la $fRFAA$ ha sido exitosamente estimada a través del IVN derivado por ejemplo de sensores MODIS para diferentes pasturas cultivadas (Grigera et al. 2007), cultivos para grano en secano (Caride et al. 2012) y diferentes aéreas en el mundo cubiertas con pastizales naturales (Baeza et al. 2010; Irisarri et al. 2012; Gaffney et al. 2018). Sin embargo, para estimar la producción de biomasa aérea mediante sensores remotos se necesita información del tipo de cobertura y su duración estacional (Heinsch et al. 2003). Por otro lado, requiere calibraciones *ad-hoc* entre la producción de biomasa aérea estimada en el campo mediante cortes de biomasa con las estimaciones de la $fRFAA$ provenientes de sensores remotos (Grigera et al. 2007; Irisarri et al. 2012; Gaffney et al. 2018).

Las ecuaciones lineales derivadas entre la producción de biomasa aérea estimada en el campo y la RFAA estimada con sensores remotos son limitadas en al menos dos aspectos. El primero, es que, entre lotes con coberturas forrajeras similares, la ecuación de calibración es la misma. Esto puede constituir una limitación para adoptar decisiones de manejo que no sean capturadas por la f RFAA. La segunda limitante, es que, si la ecuación lineal ajustada tiene una ordenada al origen Y en cero, entonces la EUR es constante a lo largo de la estación de crecimiento (Verón et al. 2005). Así como el IVN provee estimaciones precisas del componente f RFAA del modelo radiativo, conocer la EUR y su variabilidad será relevante para mejorar la estimación de la producción de biomasa aérea, especialmente en análisis estacionales de corto plazo, donde los cambios no están asociados con la f RFAA. Adicionalmente, la EUR brinda información para mejorar el entendimiento del crecimiento del cultivo y su rendimiento, siendo una variable clave en los modelos de simulación del crecimiento (Sinclair y Muchow 1999), resaltando así la importancia de su estimación.

Existen dos índices de vegetación que pueden calcularse a partir de información espectral y que han sido propuestos para estimar la energía disipada, aquella que no es canalizada a través del proceso de fotosíntesis, para evitar la fotodegradación de los componentes celulares. En otras palabras, estos índices evalúan las vías de disipación del exceso de energía lumínica que las plantas no pueden convertir en energía química mediante la fotosíntesis (Gamon et al. 1992; Grace et al. 2007; Cordon et al. 2016). El primero de ellos es el Índice de Reflectancia Fotoquímica (IRF o PRI, por su sigla en inglés) que evalúa cambios en los valores de la reflectancia a 531 nm asociados con el ciclo de las xantofilas y con la energía disipada como calor (Gamon et al. 1992) por las plantas. El segundo índice de vegetación evalúa cambios en la señal de Fluorescencia de clorofila Inducida por el Sol (SIF por su sigla en inglés). Estos cambios están asociados

con la otra vía de disipación de la energía de las plantas: la emisión de fluorescencia por parte de la clorofila. La disipación térmica evaluada mediante el IRF, la emisión de fluorescencia de clorofila (SIF) y la fotosíntesis son procesos simultáneos y por lo tanto están íntimamente relacionados. Esa es la clave para estimar la EUR mediante el IRF o SIF. La SIF ha mostrado altas correlaciones con la fotosíntesis y el índice IRF en canopeos con diferentes síndromes fotosintéticos (Grace et al. 2007; Cordon et al. 2016). Sin embargo, la fluorescencia no es un proceso activo de regulación como lo son la disipación de calor (procesos no fotoquímicos) o la fotosíntesis (proceso fotoquímico). Por lo tanto, las variaciones en la señal de fluorescencia pueden ser atribuidas a los procesos fotoquímicos o no fotoquímicos del PSII (Maxwell y Johnson 2000; Porcar-Castell et al. 2014).

En la actualidad existe la misión satelital MODIS que puede estimar IRF (Guanter et al. 2007; Garbulsky et al. 2011; Goerner et al. 2011) y los satélites ENVISAT, OCO-2 SIF y TROPOMI/Sentinel-5 SIF para estimar SIF (Köhler et al. 2019). Además, una nueva misión satelital, FLEX, será lanzada en el año 2022 para estimar la SIF alrededor del globo terrestre (Mohammed et al. 2019). A pesar de que ambos índices son herramientas apropiadas (Garbulsky et al. 2011; Goerner et al. 2011; Joiner et al. 2011) han sido poco estudiadas en sistemas pastoriles; en pastizales naturales se han encontrado relaciones con la EUR, tanto para el IRF (Vassallo, 2015) como para la SIF (Martini et al. 2019), sin embargo son sistemas de menor productividad y EUR que las pasturas cultivadas estudiadas en esta tesis. Más aún, se desconoce si estos índices pueden estimar la EUR independientemente de las especies forrajeras presentes. Si esto fuera así, las estimaciones remotas de la producción de biomasa aérea no necesitarían de la información de la cobertura vegetal terrestre presente para su estimación, y los asesores podrían tomar ventajas de esta nueva herramienta, un indicador del estrés de las plantas

independiente de la $fRFAA$. Si bien se espera que ambos índices sean capaces de seguir la variación en la EUR, existen múltiples factores que influyen estas señales ópticas, sobre todo cuando la señal se mide a nivel de cubierta vegetal (Barton y North 2001).

El experimento realizado en esta parte de la tesis consiste en un avance en la estimación del componente del modelo radiativo sobre el que existen más incertezas: la EUR, mediante los índices de vegetación IRF y SIF a escala del canopeo. Se generaron experimentalmente diversas coberturas forrajeras mediante cambios en la composición específica donde se realizaron mediciones simultáneas al nivel del canopeo. Esto permitió generar un conjunto de datos completo y diverso en términos de coberturas forrajeras, con tres coberturas puras y cuatro coberturas mixtas con cinco repeticiones. En términos de la estacionalidad, la evaluación de cuatro períodos de crecimiento contrastantes luego de que las parcelas estuvieron bien establecidas (pasturas con más de un año de edad) permitió estudiar el comportamiento estacional de pasturas de alfalfa y de festuca puras y de sus mezclas. De acuerdo con nuestro conocimiento, es el primer estudio de los componentes del modelo radiativo ($RFAA$, EUR y producción de biomasa aérea), los índices de vegetación IRF y SIF analizados en simultáneo considerando tanto la estacionalidad como las diferencias estructurales entre coberturas forrajeras.

4.1.2. Objetivo

Estimar el componente del modelo radiativo EUR mediante índices de vegetación (IRF y SIF) en diversos períodos de crecimiento en canopeos forrajeros contrastantes manejados bajo un criterio de defoliación definido mediante el tiempo térmico (baja senescencia).

4.1.3. Hipótesis

Hipótesis 5: El IRF y la SIF permiten estimar la EUR en pasturas perennes base alfalfa a pesar de los cambios en la estructura vertical del canopeo (*i.e.* inclusión de gramíneas forrajeras).

4.2. MATERIALES Y MÉTODOS

4.2.1. Sitio experimental

El experimento fue llevado a cabo por dos años sucesivos (desde mayo de 2016 a mayo de 2018) en el Noroeste de la provincia de Buenos Aires, en la EEA Pergamino de INTA (Latitud: 33°34' Sur; Longitud: 60°34' Oeste), Argentina. El clima de la región es templado con una temperatura media anual de 16.6° C, la temperatura media del mes más frío (Julio) de 9.8° C y la temperatura media del mes más cálido (Enero) de 23.3° C, con una lluvia anual acumulada de 986 mm promedio para el período 1967-2017. Las precipitaciones estuvieron por encima del promedio histórico en ambos años experimentales (1146 mm en 2017; 1102 mm en 2018) (Figura 3.1). El experimento se llevó a cabo en un lote con suelo Argiudol típico Serie Pergamino. En el momento de la siembra se efectuó un muestreo del suelo hasta una profundidad de 15 cm. El mismo presentó un contenido de materia orgánica de 2.9% (Walter y Black micro), pH actual (en agua) de 6 y 24.7 ppm de fósforo (Bray y Kurtz 1). El suelo se preparó mediante labranza convencional con dos labores de rastra de discos y una labor con rastra de dientes para uniformar el terreno.

4.2.2. Material vegetal, diseño experimental y tratamientos

Las pasturas fueron sembradas a mano durante el otoño de 2016 (principios de mayo). Se instaló un sistema de irrigación por aspersión permanente para asegurar una implantación

homogénea de las pasturas, evitar condiciones de sequía transitoria y minimizar la cantidad de material senescente acumulado durante los períodos experimentales. Se realizaron cinco irrigaciones aplicadas durante el período de implantación (mayo a septiembre) sumando 55 mm y dos irrigaciones durante la primavera del primer año de producción sumando 24 mm. Durante el segundo año de producción se realizaron irrigaciones ocasionales durante los períodos de crecimiento de primavera tardía, de verano y de verano tardío.

El cultivar de alfalfa utilizado fue Bar Pal 9242 (Barenbrug-Palaversich S.A., Pergamino, Argentina), sin reposo invernal. El peso de 1000 semillas fue de 4 g para las semillas peleteadas con inoculante de *Sinorhizobium meliloti* y fungicida, siendo 94% el poder germinativo para ambos materiales. Los cultivares de festuca alta utilizados fueron del ecotipo del norte de Europa, o también llamado continental, cultivar Palenque plus INTA (Picasso S.A., Buenos Aires, Argentina) con un peso de 1000 semillas de 2.5 g con un poder germinativo del 93% y el ecotipo mediterráneo cultivar Flecha (Gentos S.A., Pergamino, Argentina) con un peso de 1000 semillas de 1.5 g con un poder germinativo del 84%. Ambos cultivares de festuca alta se utilizaron con semillas sin peletear. Los cultivares de festuca alta difieren en su fenología, ya que en el ecotipo mediterráneo la producción de biomasa aérea está concentrada durante el otoño-invierno-primavera, mientras que el ecotipo continental está más distribuida a lo largo del año.

El diseño experimental fue de bloques completos al azar ($n=5$). Cada unidad experimental fue una parcela de 1.50 m de ancho por 5 m de largo (7.5 m²). Los tratamientos consistieron en siete tipos de canopeos compuestos por pasturas con diferente composición específica (7 pasturas \times 5 repeticiones = 35 parcelas): i) Alfalfa pura (AA), ii) Festuca ecotipo continental pura (FC), iii) Festuca ecotipo mediterráneo pura (FM), iv) Mezcla binaria de alfalfa y festuca ecotipo continental (AA_FC), v)

Mezcla binaria de alfalfa y festuca ecotipo mediterráneo (AA_FM), vi) Mezcla binaria de alfalfa, festuca ecotipo continental y festuca ecotipo mediterráneo (AA_FC_FM), y vii) Mezcla de festuca de ambos ecotipos continental y mediterráneo (FC_FM). Todas las pasturas fueron sembradas con alta densidad para obtener 300 plantas m^{-2} considerando un coeficiente de implantación del 0.6 debido a fallas. En el caso de las mezclas binarias fueron sembradas en hileras alternas, una hilera de alfalfa alternada con una hilera de festuca alta, con una distancia entre hileras a la siembra de 17.5 cm, correspondiendo la densidad de plantas de 50% alfalfa y 50% festuca alta. El tratamiento que consistió en la mezcla de los dos ecotipos de festuca (FC_FM) las semillas fueron mezcladas previo a la siembra, de esta forma ambos ecotipos estuvieron presentes en cada hilera de siembra. La mezcla de alfalfa con los dos ecotipos de festuca (AA_FC_FM) fue hecha con el mismo criterio que las otras mezclas binarias, una hilera de alfalfa alternada con una hilera de festuca, que en esta ultimo incluyó la mezcla de ambos ecotipos.

Durante el otoño antes del inicio de las mediciones (mayo de 2017), la estructura del canopeo de cada tratamiento fue descripta considerando la f RFAA por estrato del canopeo (tres estratos) y el IAF de todo el canopeo separado por especie. Se procedió a medir la radiación incidente sobre el canopeo y la fracción de la radiación transmitida a través del mismo (f RFA_t o f PAR_t, por su sigla en inglés) con una barra medidora del flujo de fotones (Cavadevices, Buenos Aires, Argentina) de 12:30 a 13:30 h. en días despejados en cinco sectores en cada parcela en forma perpendicular a las hileras, centrada en relación a las mismas para tres estratos del canopeo (20 y 10 cm de altura, y a nivel del suelo). La barra medidora BAR-RAD 50 utiliza el método denominado PPF (Photosynthetic Photon Flux) que integra el flujo de fotones recibido en un tramo de 50 cm lineal (RFA; $\mu\text{MOL m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Se tomó una muestra de biomasa aérea (0.25 m^2) que fue pesada y separada en hojas y tallos para estimar la producción de biomasa aérea y la

proporción de hoja. Una submuestra de hojas fue escaneada ($\cong 300 \text{ cm}^2$) y luego pesada en base seca. El área foliar fue escaneada y medida con el software ImageJ, y luego fue obtenida el área foliar específica. Estas mediciones fueron utilizadas para estimar el IAF multiplicando la proporción de hoja, el área foliar específica (AFE o SLA, por su sigla en inglés) y la producción de biomasa aérea.

4.2.3. Variables de respuesta

Las mediciones se llevaron adelante cuando todas las parcelas se encontraron bien establecidas como pasturas perennes, durante el segundo año de producción. Se seleccionaron cuatro períodos de crecimiento: primavera, primavera tardía, verano y otoño. El experimento fue manejado con cortes frecuentes, de modo que en cada período de crecimiento se inició como un área homogénea. La frecuencia de corte del experimento consideró 450 ± 50 grados días para cada período de crecimiento (temperatura base = 5°C), de acuerdo con la vida media foliar de la festuca (Lemaire et al. 2009) para evitar la senescencia natural. La suma térmica seleccionada permitiría evitar la acumulación de material senescente en alfalfa debido a que gran parte del período de crecimiento ocurre con baja tasa de senescencia que recién se incrementa luego de la aparición del noveno nudo (≈ 350 grados días) (Brown et al. 2005). Durante el otoño, la frecuencia de defoliación fue definida cuando las plantas de alfalfa se encontraban en floración para permitir la recuperación de las reservas de las plantas. Es conocido que una alta frecuencia de defoliación en otoño perjudica la producción de biomasa aérea de alfalfa debido a una menor partición a estructuras subterráneas (*i.e.* reservas) con consecuencias negativas sobre la capacidad fotosintética de la pastura (Teixeira et al. 2008).

4.2.3.1. Intercepción de la radiación (f RFAA), radiación fotosintéticamente activa acumulada (RFAA), producción de biomasa aérea y eficiencia en el uso de la radiación (EUR)

Las variables f RFAA, RFAA y la producción de biomasa aérea fueron estudiadas para estimar la EUR al nivel del canopeo para los cuatro períodos de crecimiento evaluados. Durante cada rebrote, se procedió a medir periódicamente (≈ 7 días) la radiación incidente sobre el canopeo y la fracción de la radiación transmitida a través de este (f RFA_t) con una barra medidora del flujo de fotones (Cavadevices, Buenos Aires, Argentina) de 12:30 a 13:30 h. en días despejados. La barra medidora BAR-RAD 50 utiliza el método denominado PPF (Photosynthetic Photon Flux) que integra el flujo de fotones recibido en un tramo de 50 cm lineal (RFA; $\mu\text{MOL m}^{-2} \text{s}^{-1}$). La f RFA_t por el canopeo se midió ubicando la barra medidora al nivel del suelo en cinco sectores en cada parcela en forma perpendicular a las hileras, centrada en relación con las mismas. La fracción de la radiación interceptada por el canopeo (f RFAA) se calculó como el cociente entre $(1 - f$ RFA_t) y la radiación incidente. Los componentes del modelo radiativo de Monteith contemplan por un lado la acumulación de la radiación interceptada durante el período de crecimiento que es la RFAA, y surge a partir de los datos diarios de RFA incidente y de la intercepción, mientras que el segundo componente del modelo radiativo se refiere a la eficiencia con la cual la radiación interceptada por el canopeo es convertida en biomasa. La RFAA durante cada período de crecimiento se calculó como la sumatoria de la RFA incidente de cada día multiplicada por la f RFAA correspondiente. La RFA incidente se obtuvo a partir de la radiación global incidente registrada *in situ* mediante la estación meteorológica de la EEA INTA-Pergamino afectada luego por el coeficiente de 0.45 para convertir la radiación global incidente en radiación fotosintéticamente activa (Monteith 1972). Por interpolación lineal entre mediciones de f RFAA se estimaron las f RFAA

diarias. En la misma área donde se estimó la f RFAA se cuantificó la producción de biomasa aérea cortando un metro cuadrado con segadora manual a una altura de 5 cm sobre el nivel del suelo. El material verde fue pesado y se tomó una submuestra de 250 g por parcela para estimar el porcentaje de materia seca. La submuestra fue secada a peso constante en estufa de circulación forzada a 60° C. Finalmente, la EUR fue calculada como el cociente entre la producción de biomasa aérea y la RFAA para cada parcela y para cada rebrote.

4.2.3.2. Índices de vegetación

Los índices de vegetación al nivel del canopeo fueron estudiados en la misma área que la f RFAA, la producción de biomasa aérea y la EUR en los mismos cuatro períodos de crecimiento. Se utilizó un espectroradiómetro hiperspectral portátil (FieldSpec® Pro FR. Analytical Spectral Devices Inc., Boulder, Co USA) con FWHM = 5.5 nm. El equipo posee un intervalo de muestreo en el rango entre 350–1000 nm de 1.4 nm y una resolución espectral de 3 nm, mientras que en el rango entre 1000-2500 nm el intervalo de muestreo fue de 2 nm y la resolución espectral de 10 nm. En cuanto al averaging se promediaron 10 espectros por cada medición de irradiancia y 3 mediciones por cada espectro de radiancia de la cobertura. Las mediciones fueron realizadas posicionando la punta de la fibra óptica en el centro de cada parcela a 1 m sobre la superficie del suelo, resultando en un diámetro de medición de 44 cm (Figura 4.1).

Se estimó el índice de vegetación IVN MODIS que fue calculado de acuerdo a lo propuesto por diversos autores (Kriegler et al. 1969; Rouse et al. 1974; Tucker 1979; Holben 1986), mediante la ecuación 7:

$$IVN = (R_{IR} - R_R) / (R_{IR} + R_R) \quad (\text{Ec. 7})$$

Donde R_{IR} correspondió a la reflectancia promedio entre 841 y 876 nm y R_R a los valores promedio de reflectancia entre 620 y 670 nm.

El segundo índice de vegetación calculado a partir de la reflectancia fue el IRF de acuerdo con lo propuesto por Gamon et al. (1992) (IRF_{Gamon}), mediante la ecuación 8:

$$IRF = (R_{531} - R_{570}) / (R_{531} + R_{570}) \quad (Ec. 8)$$

Donde R_{531} es la reflectancia a 531 nm y R_{570} la reflectancia a 570 nm. Además, se simuló el IRF derivado del sensor MODIS (IRF_{MODIS}) usando diferentes bandas de referencia (11-1; 11-12 y 11-13). Las bandas del sensor MODIS fueron simuladas con los datos de reflectancia provenientes del espectroradiómetro hiperspectral ASD. Dichas bandas integran valores de reflectancia en las regiones de 620-670 nm para la banda 1, 526-536 nm para banda 11, 546-556 nm para la banda 12 y 662-670 nm para la banda 13.

Finalmente, el último índice de vegetación derivado de la información espectral fue la señal de fluorescencia de clorofila inducida por el sol (SIF) en la banda de 760 nm, la cual fue obtenida por el método FLD (Fraunhofer Line Discriminator) (Moya et al. 2004). El método está basado en la evaluación de la profundidad de la banda del oxígeno molecular terrestre ubicada a esa longitud de onda. FLD usa los valores de la medición de la radiancia de la cobertura vegetal (L) y de la irradiación solar (E) dentro (in) y fuera (out) de la banda de 760 nm. Los valores de SIF fueron obtenidos mediante la ecuación 9:

$$SIF = [E(\lambda_{out}) * L(\lambda_{in}) - L(\lambda_{out}) * E(\lambda_{in})] / [E(\lambda_{out}) - E(\lambda_{in})] \quad Ec. 9)$$

Los valores dentro de la banda de absorción (λ_{in}) se tomaron en 760 nm mientras que los valores de la señal medida fuera de la banda de absorción (λ_{out}) fueron valores promedio en el rango de 750-755 nm.

Las mediciones de radiancia de la cobertura vegetal fueron hechas sobre los canopeos forrajeros con el espectroradiómetro hiperspectral portátil. La irradiación solar

fue registrada usando un panel Spectralon (Labsphere Inc.). Las unidades físicas de SIF son $\text{W m}^{-2} \text{nm}^{-1} \text{sr}^{-1}$, y son las mismas unidades que la radiancia. Debido a la dependencia de la fluorescencia con la intensidad de la luz de excitación, se calculó el rendimiento de fluorescencia aparente ($\text{SIF}_{760}/\mathbf{a}$), un parámetro adimensional independiente del nivel de luz solar (Liu y Cheng 2010). Los valores del rendimiento de SIF aparente se calcularon como los valores de SIF normalizados por la irradiancia que llegaba al canopeo en el momento en que se realizaron las mediciones ($\mathbf{a}=\mathbf{E}_{\text{out}}$).

Aparte de los índices de vegetación derivados de la información espectral, se midió el índice de verdor de las hojas, durante el período de crecimiento de primavera previo al comienzo de las mediciones con un medidor de clorofila portátil (Modelo SPAD-502, Minolta, Ramsey, NJ, USA). El índice de verdor de las hojas estimado mediante el SPAD-Minolta provee estimaciones adecuadas del contenido de clorofila para festuca alta (Errecart et al. 2012) y para otras leguminosas similares a alfalfa como vicia (*Vicia faba* L.) (Abdelhamid et al. 2003), y fue utilizado anteriormente en alfalfa (Mattera et al. 2013). Para cada especie componente de la pastura (alfalfa y festuca) se seleccionaron aleatoriamente 15 hojas completamente expandidas por parcela que fueron medidas para obtener un valor SPAD promedio.

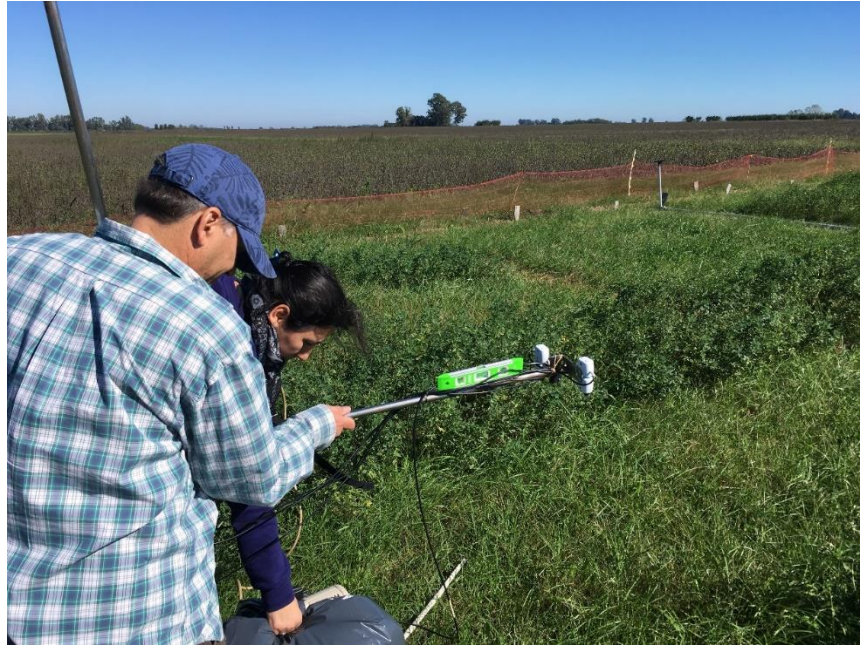


Figura 4.1. Vista general del experimento y las mediciones con el espectroradiómetro hiperspectral portátil de los índices de vegetación.

4.4. Análisis estadísticos

La dinámica de los componentes del modelo radiativo (f RFAA, RFAA, producción de biomasa aérea y EUR) fueron analizados mediante análisis de la varianza considerando la cobertura forrajera y el período de crecimiento como su interacción. Los análisis de la varianza fueron realizados agrupando los tratamientos según el tipo de cobertura forrajeras en tres grupos: alfalfa pura (AA), festuca pura [tratamientos ii) Festuca ecotipo continental pura (FC), iii) Festuca ecotipo mediterráneo pura (FM), y vii) Mezcla de festuca de ambos ecotipos continental y mediterráneo (FC_FM)], y un último grupo compuesto por las mezclas binarias entre alfalfa y festuca [tratamientos iv) Mezcla binaria de alfalfa y festuca ecotipo continental (AA_FC), v) Mezcla binaria de alfalfa y festuca ecotipo mediterráneo (AA_FM), y vi) Mezcla binaria de alfalfa, festuca ecotipo continental y festuca ecotipo mediterráneo (AA_FC_FM)]. Se realizaron pruebas de diferencias mínimas significativas (DMS) para la cobertura forrajera y para la estación. Se realizaron análisis de regresión para analizar las relaciones entre la EUR y los índices

de vegetación, IRF y SIF. Se realizaron pruebas F para comparar las pendientes y ordenadas al origen de las regresiones. Se realizaron análisis de correlación y de regresión para estudiar relaciones con otros índices como el IVN y el índice de verdor de las hojas. Todos los análisis estadísticos fueron realizados mediante el paquete estadístico InfoStat v. 2018 (Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina).

4.3. RESULTADOS

4.3.1. La cobertura forrajera afecta la radiación absorbida dentro de cada estación

Los tratamientos fueron efectivos para generar diferencias en cuanto a la estructura del canopeo, validando la aproximación experimental del estudio. Los canopeos de alfalfa pura interceptaron 74% de la RFA por encima de los 20 cm del nivel del suelo, siendo significativamente mayor que en las mezclas ($p<0.0001$) que interceptaron alrededor del 50% de la RFA incidente en el estrato superior, y que la festuca pura que solo interceptó un 5%. En el estrato medio del canopeo (10-20 cm), las mezclas interceptaron más RFA, alrededor del 30% ($p<0.0001$), seguidas por las pasturas puras (alfalfa = 18% y festuca = 13 %). En el estrato inferior, la festuca interceptó mayor cantidad de RFA, cerca del 39% ($p<0.0001$), mientras que las mezclas el 12% y la alfalfa sólo un 5%. El IAF fue similar entre las coberturas forrajeras de alfalfa pura (2.3 ± 0.3) y las mezclas (Total= 2.2 ± 0.2 (alfalfa=1.5 y festuca=0.7), y ambas coberturas mayores que la festuca pura (0.4 ± 0.1) ($p<0.0001$). Por lo tanto, las pasturas puras de festuca difirieron completamente en su estructura del canopeo en comparación con las coberturas forrajeras mezcla y con la alfalfa pura (en términos de IAF y del patrón de intercepción), mientras que las mezclas fueron similares a la pastura pura de alfalfa en términos de IAF, pero difirieron en el patrón de intercepción. Estas diferencias en la estructura del canopeo justifican el uso del agrupamiento propuesto para el análisis de los datos.

Las interacciones entre la cobertura forrajera y la estación fueron significativas para todas las variables estudiadas en este experimento ($p<0.01$) por lo cual se procedió a analizar el efecto de la cobertura forrajera dentro de cada estación en particular. Los tres tipos de cobertura forrajera (alfalfa, mezclas y festuca) afectaron significativamente la *f* RFAA y en consecuencia la RFAA, en todos los períodos de crecimiento (Figura 4.2 letras minúsculas). La cobertura de alfalfa presentó valores significativamente mayores

en comparación con otros tipos de cobertura forrajeras dentro de los períodos de crecimiento (primavera, primavera tardía y verano), mientras que las coberturas mezclas presentaron valores intermedios y la festuca pura los valores más bajos (Figura 4.2A a 4.1C). En otoño, la festuca incrementó su participación en las coberturas mezclas y por lo tanto la f RFAA y la RFAA igualó a la cobertura de alfalfa pura, pero ambas fueron mayores que la festuca pura (Figura 4.2D).

La EUR fue similar entre la alfalfa y las mezclas y mayores que la festuca desde primavera hasta el verano (Figura 4.2A a 4.2C) y fue similar entre las distintas coberturas forrajeras en el otoño (Figura 4.2D).

La producción de biomasa aérea fue mayor en alfalfa en primavera y primavera tardía (Figura 4.2A y 4.2B). En estos dos períodos de crecimiento, los tres componentes f RFAA, RFAA y EUR fueron máximos en alfalfa cuando fueron comparados con las otras dos coberturas forrajeras. En verano, la alfalfa y las mezclas alcanzaron similar producción de biomasa aérea y mayor que la festuca. Este patrón fue consecuencia de una mayor f RFAA y RFAA de la alfalfa en comparación con las otras coberturas, pero similar EUR con respecto a las mezclas y ambas mayores que la festuca pura (Figura 4.2C). Finalmente, en otoño nuevamente la alfalfa y las mezclas tuvieron similar producción de biomasa aérea y mayor que la festuca pura (Figura 4.2D). Sin embargo, en este caso y de manera diferente del verano, la f RFAA y RFAA fueron similares entre la alfalfa y las mezclas y mayores que en la festuca, mientras que la EUR fue similar en todas las coberturas forrajeras.

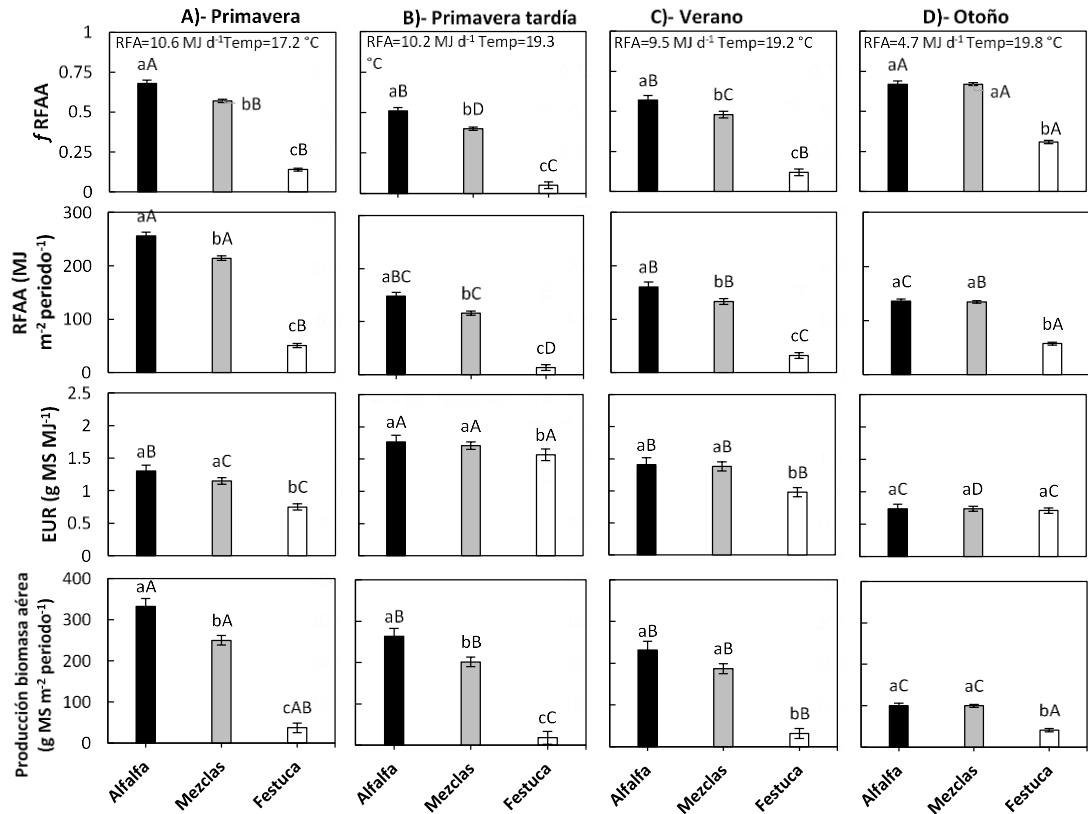


Figura 4.2. Fracción de la radiación interceptada por el canopeo promedio ($fRFAA$) [Insertado: RFA incidente promedio (MJ d⁻¹) y temperatura promedio (°C)], RFA acumulada (RFAA), eficiencia en el uso de la radiación (EUR) y producción de biomasa aérea según el tipo de coberturas forrajeras pura (alfalfa y festuca) y su mezcla en diferentes períodos de crecimiento A)- primavera, B)- primavera tardía, C)- verano y D)- otoño. Los valores son promedio \pm error estándar de cinco bloques. Las letras minúsculas representan la comparación entre coberturas forrajeras dentro de cada período de crecimiento y las letras mayúsculas representan la comparación entre períodos de crecimiento dentro de cada cobertura forrajera. Todas las comparaciones fueron realizadas con la prueba de mínimas diferencias significativas ($p < 0.05$).

4.3.2. Efectos estacionales de los componentes del modelo radiativo dentro de cada cobertura forrajera

Como era de esperarse, los efectos estacionales fueron fuertemente significativos para los componentes del modelo radiativo, pero dada la interacción significativa con la cobertura forrajera, la comparación entre períodos de crecimiento fue realizada dentro de cada cobertura forrajera (Figura 4.2 letras mayúsculas). La mayor $fRFAA$ ocurrió en el otoño para todas las coberturas forrajeras y también en primavera para la alfalfa. Sin embargo,

la mayor f RFAA en otoño no se vio reflejada en una mayor RFAA debido la menor disponibilidad de RFA incidente en dicha estación (Insertado en Figura 4.2). Como resultado, en la primavera fueron alcanzados los mayores valores de RFAA en todos los canopeos con presencia de alfalfa (pura y mezclas). En contraste, para las coberturas de festuca pura, la mayor f RFAA de otoño fue más determinante alcanzando la mayor RFAA en otoño a pesar de la baja RFA incidente en dicha estación. Para todas las coberturas forrajeras, la EUR fue máxima en primavera tardía y mínima en otoño, siendo intermedia en primavera y verano. Finalmente, la dinámica estacional de los componentes del modelo radiativo determinaron que la producción de biomasa aérea fuera mayor en primavera y menor en otoño en todas las coberturas forrajeras, excepto en la festuca pura que fue igual de elevada en primavera que en otoño.

4.3.3. Relaciones entre la EUR y los índices de vegetación

La EUR se encontró estadísticamente asociada con ambos índices de vegetación (Figura 4.3). Sin embargo, tuvo un mejor ajuste con el índice de vegetación SIF_{760}/a que con el índice IRF_{Gammon} , en términos de la robustez de la relación y de nivel de significancia. La EUR tuvo una asociación positiva con ambos índices; IRF_{Gammon} y SIF_{760}/a . Por una parte, el tipo de cobertura forrajera afectó la relación IRF_{Gammon} -EUR, en tanto que los canopeos de festuca pura mostraron una ordenada al origen diferente que el resto de las coberturas forrajeras ($p < 0.05$) aunque con similar pendiente. Para la relación SIF_{760}/a -EUR, las diferentes coberturas forrajeras se ajustaron a una misma regresión ($p > 0.05$). Por otra parte, el período de crecimiento afectó la relación entre la EUR y ambos índices de vegetación. La relación IRF_{Gammon} -EUR mostró pendientes similares entre períodos de crecimiento ($p < 0.05$) pero en cada estación tuvo una ordenada al origen diferente ($p < 0.05$) en tanto que para la relación SIF_{760}/a -EUR tuvo diferentes pendientes entre verano

y primavera tardía ($p < 0.05$) y todos los períodos de crecimiento tuvieron ordenadas al origen diferentes ($p < 0.05$).

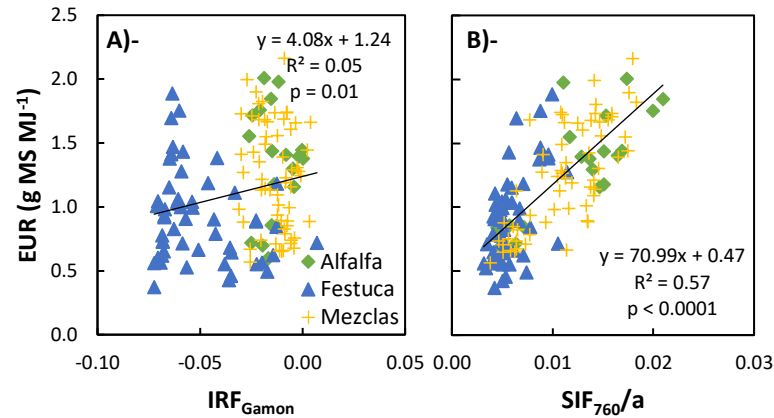


Figura 4.3. Relación entre: A)- índice de reflectancia fotoquímica (IRF) derivado de la versión original de Gamon et al 1992 (IRF_{Gamon}) y la eficiencia en el uso de la radiación (EUR), y B)- rendimiento de fluorescencia inducida por el sol aparente a 760 nm ($SIF_{760/a}$) y la EUR para coberturas forrajeras contrastantes de especies puras (alfalfa y festuca) y su mezcla en diferentes períodos de crecimiento (primavera, primavera tardía, verano y otoño). Cada punto corresponde a una parcela de pastura pura o mezcla ($n=35$) en un período de crecimiento específico ($n=4$).

El IRF fue estimado con diferentes porciones del espectro, y el coeficiente de determinación para la relación entre EUR y los diferentes IRF estimados fue mayor para el IRF MODIS estimado con las bandas de referencia 11-1 (Figura 4.4-A), 11-12 (Figura 4.4-B) y 11-13 (Figura 4.4-C). Si bien el nivel de ajuste fue un poco mayor que para la relación entre EUR y el IRF_{Gamon} , el sentido de la relación negativo para dos de ellos ($IRF_{MODIS_{11-12}}$ e $IRF_{MODIS_{11-13}}$) no corresponde con lo biológicamente esperado.

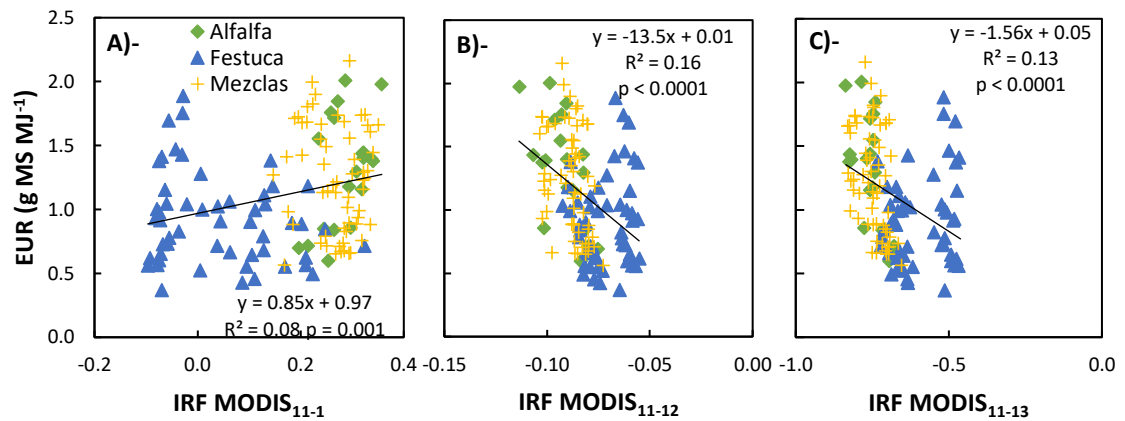


Figura 4.4. Relación entre la eficiencia en el uso de la radiación (EUR) y: A)- Índice de reflectancia fotoquímica IRF derivado de MODIS usando las bandas de referencia 11 (526-536 nm) y 1 (620-670 nm) (IRF MODIS₁₁₋₁), B)- IRF derivado de MODIS usando las bandas de referencia 11 (526-536 nm) y 12 (546-556 nm) (IRF MODIS₁₁₋₁₂) y C)- IRF derivado de MODIS usando las bandas de referencia 11 (526-536 nm) y 13 (662-670 nm) (IRF MODIS₁₁₋₁₃), para coberturas forrajeras contrastantes de especies puras (alfalfa y festuca) y su mezcla en diferentes períodos de crecimiento (primavera, primavera tardía, verano y otoño). Cada punto corresponde a una parcela de pastura pura o mezcla ($n=35$) en un período de crecimiento específico ($n=4$).

4.3.4. Variaciones estacionales en las asociaciones entre EUR, IRF_{Gamon} y SIF_{760/a}

Las asociaciones estacionales entre la EUR y ambos índices de vegetación de los canopeos fueron significativas para todos los períodos de crecimiento ($p < 0.01$) exceptuando el otoño ($p = 0.13$ y $p = 0.49$ para EUR-IRF_{Gamon} y SIF_{760/a}, respectivamente), estación donde no existieron diferencias en la EUR entre coberturas forrajeras (Figuras 4.5 y 4.6). Las relaciones estacionales entre EUR e IRF_{Gamon} mejoraron los coeficientes de determinación en comparación con la relación entre la EUR y el IRF considerando todo el set de datos (Figura 4.5 vs. Figura 4.3-A). El coeficiente de determinación más elevado fue observado en la primavera ($R^2 = 0.59$), seguido por el verano ($R^2 = 0.37$) y el menor en primavera tardía ($R^2 = 0.24$).

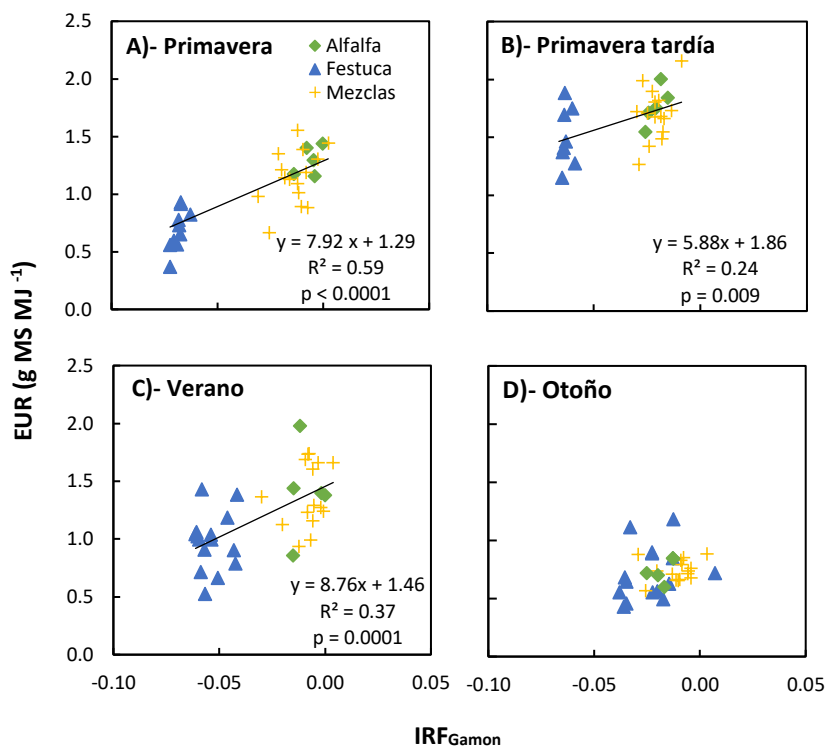


Figura 4.5. Relación entre el índice de reflectancia fotoquímica (IRF) derivado de la versión original de Gamon et al 1992 (IRF_{Gamon}) y la eficiencia en el uso de la radiación (EUR) para coberturas forrajeras contrastantes de especies puras (alfalfa y festuca) y su mezcla en diferentes períodos de crecimiento A)- primavera, B)- primavera tardía, C)-verano y D)- otoño. Cada punto corresponde a una parcela de pastura pura o mezcla ($n=35$) en un período de crecimiento específico ($n=4$). La regresión para otoño no fue significativa ($p = 0.13$).

De igual modo que el índice IRF_{Gamon} , los coeficientes de regresión estacionales entre la EUR y la $SIF_{760/a}$ siguieron la misma tendencia (Figura 4.6). Más aún, las relaciones estacionales mostraron mejores ajustes entre EUR y $SIF_{760/a}$ que entre EUR e IRF a lo largo de todos los períodos de crecimiento (comparar Figuras 4.5 y 4.6). Pero cabe destacar que, las relaciones estacionales entre EUR y $SIF_{760/a}$ mejoraron levemente el coeficiente de determinación solo en la estación primavera en comparación con la relación entre la EUR y $SIF_{760/a}$ resultante de todo el conjunto de datos (Figura 4.3-B).

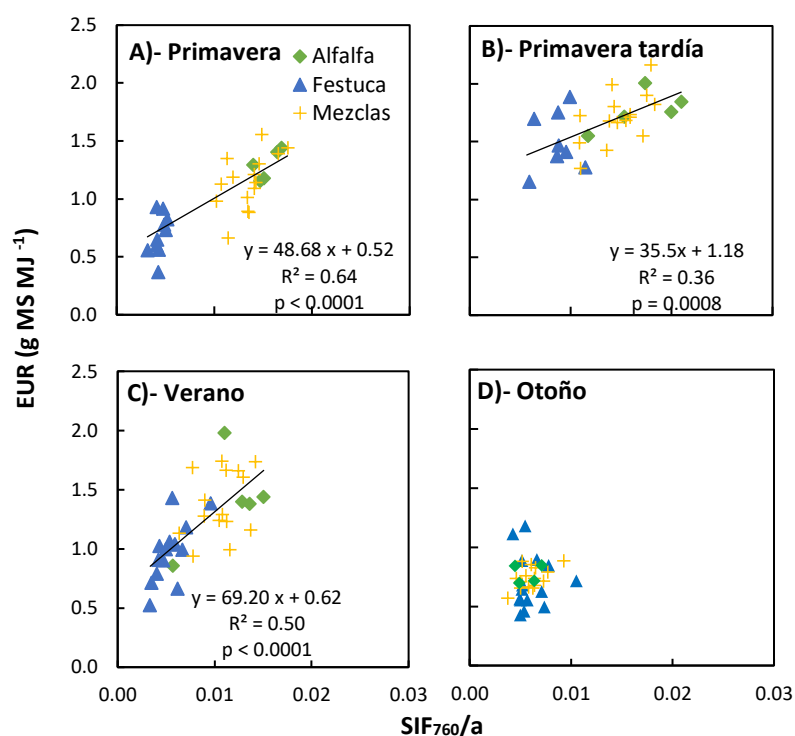


Figura 4.6. Relación entre el rendimiento de fluorescencia inducida por el sol aparente a 760 nm (SIF_{760}/a) y la eficiencia en el uso de la radiación (EUR) para coberturas forrajeras contrastantes de especies puras (alfalfa y festuca) y su mezcla en diferentes períodos de crecimiento A)-primavera, B)- primavera tardía, C)-verano y D)- otoño. Cada punto corresponde a una parcela de pastura pura o mezcla ($n=35$) en un período de crecimiento específico ($n=4$). La regresión para otoño no fue significativa ($p = 0.49$).

4.3.5. Asociación entre el IVN y el IRF_{Gammon} , SIF_{760}/a y SPAD

El IVN y el IRF estuvieron fuertemente correlacionados en todos los períodos de crecimiento (Cuadro 4.1). En contraste, la correlación entre el IVN y SIF_{760}/a continuamente disminuyó a lo largo de los períodos de crecimiento. Para primavera tuvo un coeficiente de correlación de Pearson elevado ($R = 0.97$) pero en primavera tardía disminuyó a 0.84, y a 0.82 en verano, y mucho más en otoño.

Cuadro 4.1. Coeficientes de correlación de Pearson (R) y / valores para las correlaciones entre el índice verde normalizado (IVN) y el índice de reflectancia fotoquímica derivado de la versión original de Gamon et al 1992 (IRF_{Gamon}) y entre el IVN y el rendimiento de fluorescencia de clorofila inducida por el sol aparente ($SIF_{760/a}$) para diferentes períodos de crecimiento (primavera, primavera tardía, verano y otoño). Las correlaciones fueron hechas para canopeos contrastantes de especies forrajeras puras (alfalfa y festuca) y sus mezclas (n=35).

Correlación	Primavera	Primavera tardía	Verano	Otoño
IVN - IRF_{Gamon}	0.98 / < 0.0001	0.97 / < 0.0001	0.96 / < 0.0001	0.91 / < 0.0001
IVN - $SIF_{760/a}$	0.97 / < 0.0001	0.84 / < 0.0001	0.82 / < 0.0001	0.44 / 0.007

También fue analizada la relación entre el contenido de clorofila a través del índice de verdor SPAD y el IVN en el período de crecimiento de primavera, y se halló una correlación significativa entre ambos (Figura 4.7) confirmando que el IVN refleja cambios en el nivel de cobertura y el contenido de clorofila.

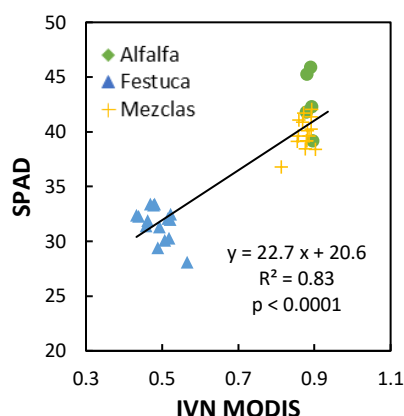


Figura 4.7. Relación entre el índice verde normalizado (IVN) y el índice de verdor (SPAD) para coberturas forrajeras contrastantes de especies puras (alfalfa y festuca) y su mezcla en el período de primavera. Cada punto corresponde a una parcela con pastura pura o mezcla (n=35).

4.4. DISCUSIÓN

4.4.1. La cobertura forrajera y la estación afectan los componentes del modelo radiativo

La simple presencia de alfalfa en los canopeos determinó un incremento en ambos componentes del modelo radiativo ($fRFAA$ y EUR) y consecuentemente en la producción de biomasa aérea. Las variaciones en la $fRFAA$ estuvieron asociadas con la arquitectura diferencial entre las plantas de alfalfa y festuca, con un canopeo más planófilo (Teixeira et al. 2007) y erectófilo (Sugiyama et al. 1985), respectivamente. Estas diferencias estructurales determinaron un incremento en la $fRFAA$ cuando la alfalfa estuvo presente, el cual fue reflejado fuertemente en la $RFAA$. Es preciso remarcar que la menor $fRFAA$ en festuca estuvo acentuada debido a la ausencia de fertilización nitrogenada durante todo el experimento. La EUR potencial de alfalfa y festuca pueden ser similares (Gosse et al. 1986) pero bajo este experimento, la ausencia de fertilización nitrogenada habría reducido también la EUR potencial de festuca, que fue reflejado en la menor EUR en primavera, primavera tardía y verano que en las coberturas de alfalfa y de las mezclas.

La dinámica estacional de ambos componentes del modelo radiativo siguieron el patrón esperado de acuerdo con los antecedentes. El otoño fue la estación con mayor $fRFAA$ en todos los canopeos, lo cual puede deberse a una mayor relación hoja : tallo en dicha estación (Lemaire et al. 1985). A pesar de la elevada $fRFAA$ en otoño, la $RFAA$ fue menor que en otros períodos de crecimiento, debido a una radiación incidente decreciente (menor oferta ambiental) durante el otoño. La EUR de todos los canopeos mostraron una respuesta óptima a la estacionalidad, con máximos en la primavera tardía, lo cual es acorde a previos estudios en alfalfa que hallaron un incremento en la EUR en esta estación, asociado a altas temperaturas (cercanas a las óptimas para alfalfa) y a una mayor partición hacia estructuras aéreas (Collino et al. 2005; Brown et al. 2006; Mattera

et al. 2013). La EUR promedio en este estudio (1.12 ± 0.04 g MS MJ⁻¹) fue relativamente menor al valor promedio recientemente informado en un meta-análisis realizado por Druille et al. (2019) que compila diferentes recursos forrajeros (1.93 ± 1.2 g MS MJ⁻¹), lo cual es esperable en la medida que dicho meta-análisis incluyó especies C4 y tratamientos con nitrógeno, factores que elevan la EUR. En contraste, los valores del presente experimento a lo largo del año variaron entre 0.4 y 2.2 g MS MJ⁻¹ y fueron mayores que aquellos informados para pastizales naturales, que variaron estacionalmente entre 0.2 y 1.2 g MS MJ⁻¹ (Piñeiro et al. 2006), probablemente debido a la participación de especies con menor EUR potencial y a la acumulación de material senescente, usual en ese tipo de recursos. Estos resultados consisten en el primer reporte experimental para comprender la EUR, su variación entre coberturas forrajeras y períodos de crecimiento y su asociación con los índices de vegetación al nivel del canopeo.

De ambos índices de vegetación evaluados, IRF (IRF_{Gamon}) y SIF (SIF_{760/a}), sólo SIF exhibió sensibilidad para detectar variaciones debidas a la cobertura forrajera y a la estación, y es propuesto para explicar la EUR. En relación con los valores registrados previamente, tanto el IRF (Vassallo 2015) como la señal de SIF (Liu et al. 2005; Meroni et al. 2009; Cendrero-Mateo et al. 2019) se encontraron dentro del rango informado para pastizales y para cultivos anuales, respectivamente. Estudios previos hallaron correlaciones entre el IVN y el IRF que reflejarían la influencia del nivel de cobertura vegetal y del total de clorofila sobre la percepción de la señal del IRF (Cordon et al. 2016). En el presente conjunto de datos, existieron correlaciones altamente significativas entre el IRF y el IVN para la primavera, la primavera tardía, y el verano (Cuadro 4.1). También existieron correlaciones significativas entre la SIF y el IVN para cada estación, pero con menores coeficientes de correlación que para IRF-IVN. Si bien la SIF está altamente asociada a la absorción de RFA, la relación más débil entre SIF e IVN está asociada con

el hecho de que la SIF a diferencia del IRF, está además directamente asociada al proceso de fotosíntesis, resultando en un mayor potencial del índice de vegetación SIF_{760}/a para la estimación de la EUR.

4.4.2. Relaciones entre la EUR y los índices de vegetación estudiados

De los índices de vegetación propuestos sólo la SIF puede ser usada como predictor de la EUR, en cambio el IRF evidenció una relación muy débil con la EUR (Figura 4.3). De toda la RFA absorbida por un canopy la mayor parte es convertida en biomasa (vía fotoquímica), una proporción menor es disipada como calor (IRF) y una parte muy pequeña es emitida como fluorescencia (SIF), los tres procesos son competitivos entre sí y están altamente coordinados (Maxwell y Johnson 2000). Sin embargo, en las condiciones de gran variabilidad en las que se llevó adelante este estudio (se evaluaron canopies formados por mezcla de especies, con diferente arquitectura de dosel, los cuales fueron monitoreados en distintos momentos de rebrote), la relación entre IRF y EUR está mayormente asociada con la relación entre el contenido total de clorofila/carotenoides (Gamon et al. 2015, Cordon et al. 2016) y con la estructura del canopy (Barton y North 2001). La disipación de calor está asociada al ciclo de las xantofilas, y por lo tanto con el IRF en una escala de tiempo de corto plazo (minutos, horas), y por lo tanto también estaría asociado con la EUR pero no en las condiciones de este estudio. Como fue antes mencionado, los procesos a escala de la planta están asociados con cambios en el IRF, pero la concentración de pigmentos también puede influenciar la señal del IRF, y distorsionar la relación con la fotosíntesis y por lo tanto con la EUR. Por último, el efecto de la variación en la estructura del canopy interactuando con la geometría de la medición actúa como factor que distorsionó la relación entre el IRF y la EUR. Estos factores explicarían el bajo coeficiente de determinación de la relación IRF-EUR, habiendo sido

afectada por la cobertura forrajera y la estación. Por otra parte, la señal de la SIF está relacionada con la fotosíntesis, así como la EUR (Sinclair y Muchow 1999). Actualmente, la SIF está considerada como la señal más directa de la fotosíntesis a todas las escalas (hoja, canopeo y global) (Porcar-Castell et al. 2014; Cendrero-Mateo et al. 2019). Sin embargo, algunos autores sugirieron que tanto la señal de la SIF como su relación con la EUR aún no ha sido completamente comprendida (Grace et al. 2007; citado por Damm et al. 2010). Por esta razón, es importante entender esta asociación. Existen trabajos previos que hallaron asociaciones con la fotosíntesis (Damm et al. 2010) al nivel de hoja y con la EUR derivada de torres de *eddy covariance* al nivel del canopeo (Liu et al. 2013; Damm et al. 2010; 2015). Este es el primer reporte de una relación entre la SIF y la EUR estimada al nivel de canopeo mediante cortes de biomasa. Las mediciones en el presente trabajo fueron realizadas al mediodía, y bajo este ambiente lumínico existe una relación lineal entre el rendimiento cuántico fotoquímico y el rendimiento de la fluorescencia (Porcar-Castell et al. 2014) que explicaría la relación positiva observada entre SIF-EUR. En conclusión, se pudo observar que para el índice de vegetación SIF la cobertura forrajera no afectó esta relación ya que tanto las pasturas puras de alfalfa y de festuca como las mezclas se ajustaron en una misma ecuación, aunque sí fue afectado parcialmente por la estación, pero sin mejorar sustantivamente el nivel de ajuste.

4.4.3. Variaciones estacionales en la relación entre la EUR y los índices de vegetación

Si bien las asociaciones estacionales entre el IRF-EUR presentaron una mejora en la robustez de la relación en comparación con la asociación con el conjunto de datos completo, esto podría deberse a los dos tipos de respuesta que presenta el IRF, facultativa vs. constitutiva y a la estructura del canopeo, como un tercer factor determinante. En el corto plazo, los cambios diurnos en el IRF están asociados con cambios en el ciclo de las

xantofilas (facultativa). Sin embargo, de acuerdo con Gamon et al. (2015) en estudios que incluyeron diferentes combinaciones de especies y períodos de crecimiento, el índice IRF fue substancialmente influenciado por la relación clorofila/carotenoide. Esta respuesta constitutiva del IRF es un proceso dinámico que gradualmente ajusta la proporción de pigmentos como respuesta a las condiciones ambientales en las cuales las plantas se desarrollan. Este tipo de respuesta, que fue evidenciada cuando se evaluaron escalas temporales/espaciales grandes, es bastante diferente que los mecanismos facultativos del IRF (relacionados con el ciclo de las xantofilas) que cambian en una escala diaria (Gamon y Berry 2012; Gamon et al. 2015). Sin embargo, de acuerdo con Gamon et al (2015), ambas respuestas del IRF están fuertemente relacionadas con la actividad fotosintética, mediante diferentes mecanismos y escalas temporales. Sin embargo, el tercer factor que habría tenido mayor influencia en los resultados hallados es la estructura del canopeo (Barton y North 2001), ya que las relaciones estacionales (Figura 4.5) entre IRF y EUR aparecen cuando se mezclan muestras con diferente estructura, pero desaparecerían por completo si la relación entre IRF y EUR se examinase dentro de cada tratamiento, es decir cuando la estructura del canopeo es similar.

La fluorescencia tal como fue evidenciado para todo el conjunto de datos también presentó asociaciones significativas con la EUR dependiendo de la estación. Los análisis estacionales entre SIF-EUR tuvieron mejores ajustes para cada estación que la relación IRF-EUR. En otoño, SIF-EUR no fue significativa, consistente con valores similares de EUR entre coberturas forrajeras diferentes.

La estructura del canopeo puede afectar tanto la relación de la EUR con el IRF (Barton y North 2001) como con la SIF (Magney et al. 2020) ya que al pasar de la escala de hoja iluminada al nivel del canopeo se afecta la proporción de hojas que se encuentren expuestas o sombreadas, modificando así su respuesta a la relación entre la fotosíntesis y

los índices de vegetación. Los índices de vegetación propuestos reflejarían aparte de la EUR otras características del canopy que interfieren con la predicción de la EUR. La relación entre el IRF y el IVN, índice que refleja el nivel de cobertura vegetal, la RFA absorbida y el contenido de clorofila, explica gran parte de las variaciones estacionales en el IRF. Para el caso de la SIF, que si bien integra características estructurales y fisiológicas del canopy (Dechant et al. 2020), la relación con el IVN fue inferior que con el IRF. Es decir, el efecto de la cobertura vegetal interfirió en menor medida en la SIF que en el IRF.

4.5. CONCLUSIONES

La información del presente experimento sugiere que el índice de vegetación SIF_{760}/a puede predecir la EUR, con un mejor comportamiento estacional y global que el IRF. A pesar de que ambos índices estuvieron influenciados por la estación la SIF_{760}/a refleja mejor que el IRF el patrón global, lo cual estaría explicado por una relación más directa con la fotosíntesis que es menos afectada por las concentraciones de pigmentos y por otras características del canopeo como el nivel de cobertura vegetal. Los resultados obtenidos en el presente capítulo permiten aceptar la hipótesis de trabajo planteada para la SIF pero no para el IRF, ya que solo la señal de SIF permite estimar la EUR en pasturas perennes base alfalfa a pesar de los cambios en la estructura vertical del canopeo (*i.e.* inclusión de gramíneas forrajeras).

La variabilidad en la EUR es elevada en recursos forrajeros (Druille et al. 2019) por lo cual una mayor precisión en la estimación de este componente del modelo radiativo con la SIF implica un avance en el estudio remoto de la producción de biomasa aérea de las pasturas en los sistemas ganaderos. Futuras líneas de investigación podrían abordar el efecto del nitrógeno sobre la dinámica de la EUR y su estimación mediante índices de vegetación.

CAPÍTULO V

CONCLUSIÓN GENERAL

El objetivo general de la tesis fue estudiar el efecto de factores estructurales del canopeo en la acumulación de biomasa aérea, así como en la capacidad de datos ópticos para mejorar la estimación remota de la biomasa utilizando el modelo radiativo como marco teórico de análisis. Para esto se plantearon tres objetivos específicos que fueron desarrollados en tres capítulos experimentales. En el capítulo II se abordó la interacción entre la estructura horizontal (*i.e.* distancia entre hileras a la siembra) y vertical (*i.e.* grado de foliosidad) en un canopeo puro de alfalfa. En el capítulo III se abordó el efecto que produjo la inclusión de una gramínea en un canopeo de alfalfa. Por último, en el capítulo IV se evaluaron dos aproximaciones espectrales, el Índice de Reflectancia Fotoquímica (IRF o PRI, por su sigla en inglés) y la Fluorescencia de clorofila inducida por el sol (SIF), para estimar la eficiencia en el uso de la radiación (EUR o RUE, por su sigla en inglés) en diversas coberturas forrajeras.

El primer objetivo específico fue: comprender la dinámica de la producción de biomasa aérea y los componentes del modelo radiativo (la fracción de radiación fotosintéticamente activa absorbida (f_{RFAA} o f_{APAR} , por su sigla en inglés) y la EUR) ante cambios en la estructura del canopeo en su dimensión horizontal (distancia entre hileras a la siembra), en su dimensión vertical (grado de foliosidad) y en la interacción entre ambas dimensiones. Para alcanzar este objetivo, en el capítulo II de la tesis, realicé un experimento generando combinaciones entre la dimensión horizontal del canopeo: a través de la distancia entre hileras a la siembra (16 y 32 cm) y entre la dimensión vertical del canopeo: mediante el cultivar (trifoliado y multifoliado); evaluando en distintos

períodos de crecimiento la dinámica de la producción de biomasa aérea, los componentes del modelo radiativo, y de variables descriptivas de la estructura del canopeo. La hipótesis de trabajo en este capítulo (Hipótesis 1) fue que el uso de cultivares de alfalfa con mayor grado de foliosidad (dimensión vertical) permite compensar reducciones en la $fRFAA$ y por lo tanto en la producción de biomasa aérea generadas por distancias entre hileras de siembra espaciadas, arreglos espaciales más rectangulares (dimensión horizontal), es decir una interacción entre ambas dimensiones del canopeo. La misma fue aceptada ya que el cultivar multifoliado en las primeras etapas del cultivo pudo sostener la producción de biomasa aérea en la distancia entre hileras a la siembra más espaciada, por mantener el índice de área foliar (IAF o LAI, por su sigla en inglés) y, por ende, la $fRFAA$. En cambio, el cultivar trifoliado se vio muy desfavorecido en dicho arreglo espacial, por lo que el cambio en la dimensión vertical provisto por la disposición de las hojas en el cultivar multifoliado compensó el efecto negativo en la dimensión horizontal del canopeo por una distancia entre hileras a la siembra más espaciada.

El segundo objetivo específico fue: comprender la dinámica de la producción de biomasa aérea y los componentes del modelo radiativo ($fRFAA$ y EUR) ante cambios en la estructura vertical del canopeo causados por la composición específica de la pastura (especies y cultivares con rasgos diferenciales). Para este objetivo en el capítulo III de la tesis evalué la modificación de la estructura vertical del canopeo mediante la inclusión de una gramínea (festuca) con diferente estacionalidad (ecotipos continental y mediterráneo) en canopeos de alfalfa, resultando en diversas mezclas forrajeras binarias (alfalfa y festuca) y en los respectivos canopeos puros de alfalfa y de festuca (monoculturas). Se plantearon tres hipótesis de trabajo. La hipótesis 2 de la tesis fue que la inclusión de gramíneas forrajeras (*i.e.* festuca) con diversa estacionalidad en una pastura base alfalfa aumenta la estabilidad temporal de la $fRFAA$ y de la EUR. Esta hipótesis fue rechazada

ya que las mezclas presentaron similar estabilidad en la producción de biomasa aérea que la monocultura de alfalfa, aunque por diferentes mecanismos según el ecotipo de festuca presente: similar estabilidad de la RFAA en el ecotipo mediterráneo y mayor estabilidad de la EUR en el ecotipo continental. La hipótesis 3 de la tesis planteó que la inclusión de gramíneas forrajeras (*i.e.* festuca) con diversa estacionalidad en una pastura base alfalfa reduce la f RFAA y la EUR potencial del canopeo, lo cual pudo ser comprobado en un mayor potencial productivo por la mayor presencia de alfalfa asociado a la mayor f RFAA que alcanza esta especie durante todo el año, este resultado se observó en condiciones de ausencia de fertilización nitrogenada y sin la presencia de animales en pastoreo (escasa transferencia de N en los primeros años). Por último, la hipótesis 4 de la tesis planteó que la inclusión de gramíneas forrajeras (*i.e.* festuca) ecotipo mediterráneo en una pastura base alfalfa aumenta la estabilidad estacional de la producción de biomasa aérea porque mantiene la f RFAA y la EUR a lo largo del año, esta hipótesis no se cumplió ya que a pesar de tener alta estabilidad en la f RFAA y en la EUR no llegó a repercutir en una mayor estabilidad en la producción de biomasa aérea.

El tercer objetivo específico fue: estimar el componente del modelo radiativo EUR mediante índices de vegetación (IRF y SIF) en diversos períodos de crecimiento en canopeos forrajeros contrastantes manejados bajo un criterio de defoliación definido mediante el tiempo térmico (baja senescencia). Para este objetivo en el capítulo IV de la tesis se establecieron relaciones entre la EUR y los índices de vegetación IRF y SIF en coberturas forrajeras con diferente estructura vertical (alfalfa, festuca y mezclas) en diversos períodos de crecimiento. La hipótesis 5 de la tesis fue que los índices de vegetación IRF y SIF permiten estimar la EUR en pasturas perennes base alfalfa a pesar de los cambios en la estructura vertical del canopeo (*i.e.* inclusión de gramíneas forrajeras). La misma fue aceptada ya que se pudieron establecer relaciones entre la EUR

y la SIF, para la cual se estableció una relación común para todas las coberturas forrajeras con un menor efecto de la estacionalidad.

5.1. Variaciones en la estructura del canopeo y su impacto sobre el modelo radiativo

El abordaje en esta tesis estuvo basado en el efecto de diversos factores sobre los componentes del modelo radiativo en pasturas basadas en alfalfa. Por un lado, estuvieron en juego efectos de las prácticas de manejo: distancia entre hileras a la siembra e inclusión de una gramínea (dimensión horizontal y vertical del canopeo, respectivamente) y, por otro el efecto genético: foliación del cultivar de alfalfa y ecotipo del cultivar de festuca (dimensión vertical del canopeo y estacionalidad, respectivamente) (Figura 5.1). Las prácticas de manejo consideradas en la tesis tuvieron impacto sobre ambos componentes del modelo radiativo. Por el lado de la f RFAA la mayor distancia entre hileras a la siembra (arreglo espacial más rectangular) redujo la f RFAA en el verano del primer año en un 13% (Figura 5.1). En este experimento, el factor genético derivado del uso de un cultivar multifoliado permitió revertir dicho efecto negativo, ya que en la distancia entre hileras a la siembra espaciada interceptó una cantidad de radiación similar o levemente superior que en la distancia entre hileras a la siembra cercana (+4%), por lo que comparativamente con el cultivar trifoliado el efecto por el componente genético permitió revertir la caída en f RFAA (-13%) e incluso elevarla levemente (+4%), resultando en un incremento relativo del 17% al comparar entre los dos tipos de espaciamientos. La práctica de manejo de incluir una gramínea en una pastura basada en alfalfa resultó en un efecto negativo global sobre la f RFAA (-13%) para el total de los ocho períodos de crecimiento estudiados en diversas estaciones del año. Ahora bien, el efecto de dicha práctica de manejo fue acentuado o atemperado de acuerdo al ecotipo de festuca participante en la mezcla, cuando el ecotipo de festuca fue continental con mayores tasas

de crecimiento en primavera, la reducción en la $fRFAA$ fue más acentuada, llegando al 19%. En cambio, cuando el ecotipo de festuca participante en la mezcla fue mediterráneo, la reducción de la $fRFAA$ fue del 9%, es decir que el componente genético derivado del uso del ecotipo mediterráneo presentó una diferencia porcentual positiva sobre el ecotipo continental del 10% considerando todos los períodos de crecimiento.

Por otra parte, el impacto sobre la EUR fue importante para ambas prácticas de manejo. La mayor distancia entre hileras a la siembra (arreglo espacial más rectangular) disminuyó la EUR en ambos cultivares (reducción relativa del 11%), aun habiendo afectado negativamente a ambos cultivares el efecto fue de menor magnitud en el cultivar multifoliado que en el trifoliado (-5 % vs -17%). Por lo tanto, el efecto diferencial del componente genético (la foliosidad) fue positivo para la EUR (+12%), aunque sin llegar a revertir completamente el efecto negativo de la distancia entre las hileras de siembra como sí ocurrió para la $fRFAA$. La monocultura de alfalfa presentó un perjuicio sobre la EUR estacional, ya que la reducción en este componente se observó en el período de crecimiento de finales de invierno (-39%) comparado con cualquiera de las mezclas binarias, por lo que no se observó un efecto diferencial del ecotipo de festuca. Los resultados globales de ambos experimentos indican que los factores de manejo incidieron fuertemente sobre los dos componentes del modelo radiativo, sin embargo, los factores genéticos tuvieron un efecto más claro y contundente sobre la $fRFAA$ que sobre la EUR.

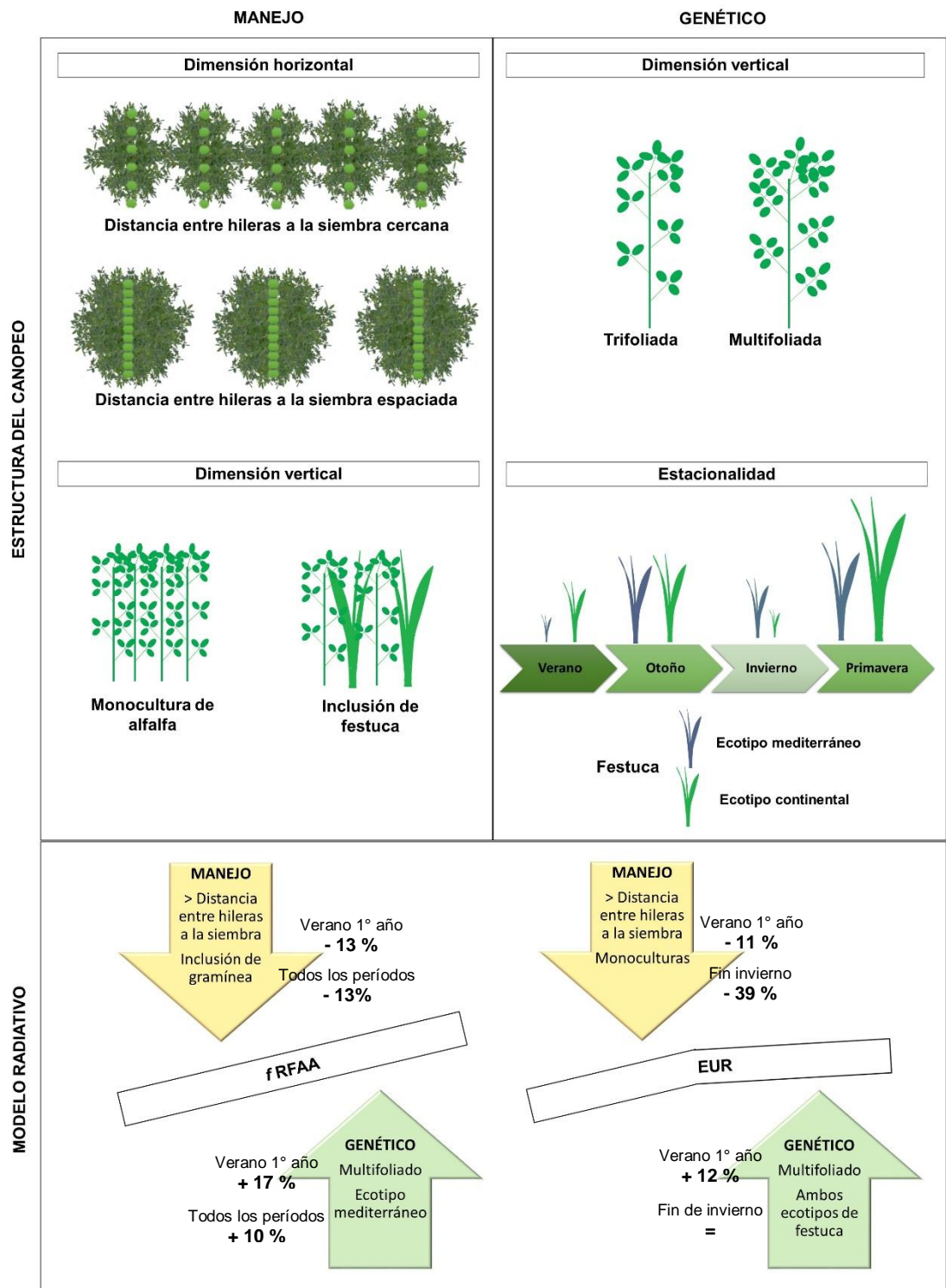


Figura 5.1. Esquema de las diversas modificaciones realizadas en la estructura del canopeo caracterizadas según el tipo de factor bajo estudio (manejo o genético) y según la dimensión del canopeo afectada (horizontal y vertical) y su efecto relativo sobre los componentes del modelo radiativo ($fRFAA$ y EUR).

5.2. Índices de vegetación para estimar la EUR y la producción de biomasa aérea

En el capítulo IV de la tesis se estudió la capacidad de dos índices de vegetación ($IRF_{Gamón}$ y $SIF_{760/a}$) para estimar la EUR. Al considerar todas las estaciones del año y tipos de coberturas, modelos globales, el índice SIF tuvo un mejor ajuste que el IRF (Cuadro 5.1). A su vez, al mirar las relaciones dentro de cada estación del año, se observó que hubo ajustes mayores a los del modelo global dependiendo del momento del año (Cuadro 5.1).

Cuadro 5.1. Estimadores de los modelos de regresión lineal ajustados para predecir la eficiencia en el uso de la radiación (EUR) mediante dos índices de vegetación: el índice de reflectancia fotoquímica (IRF) propuesto por Gamon et al. 1992 ($IRF_{Gamón}$) y el rendimiento aparente de la fluorescencia inducida por el sol ($SIF_{760/a}$). Solo se muestran aquellos modelos que fueron estadísticamente significativos (valor $p < 0.05$).

$IRF_{Gamón}$	GLOBAL	$EUR = 4.08 IRF_{Gamón} + 1.24$	$R^2 = 0.05$
	ESTACIONAL		
	Primavera	$EUR = 7.92 IRF_{Gamón} + 1.29$	$R^2 = 0.59$
	Primavera tardía	$EUR = 5.88 IRF_{Gamón} + 1.86$	$R^2 = 0.24$
	Verano	$EUR = 8.76 IRF_{Gamón} + 1.46$	$R^2 = 0.37$
$SIF_{760/a}$	GLOBAL	$EUR = 70.99 SIF_{760/a} + 0.47$	$R^2 = 0.57$
	ESTACIONAL		
	Primavera	$EUR = 48.68 SIF_{760/a} + 0.52$	$R^2 = 0.64$
	Primavera tardía	$EUR = 35.50 SIF_{760/a} + 1.18$	$R^2 = 0.36$
	Verano	$EUR = 69.20 SIF_{760/a} + 0.62$	$R^2 = 0.50$

Una manera potencial de utilizar las ecuaciones del Cuadro 5.1 es a través de un ejercicio de simulación. Para ello, se incluyeron las ecuaciones generadas de estimación de EUR en el modelo radiativo junto con la RFAA estimada y se simuló la producción de biomasa aérea, la misma fue contrastada con la producción de biomasa aérea real observada y con la producción de biomasa simulada según el modelo desarrollado por Grigera et al. (2007):

$$PPNA (kg MS ha^{-1}) = RFAA \times 0.6 + 2 \quad (10)$$

Donde, la PPNA es la productividad primaria neta aérea, la RFAA es estimada como función no lineal entre la f RFA y el IVN MODIS, multiplicado por la RFA incidente (Grigera et al. 2007).

Es importante aclarar que al momento no contamos con observaciones independientes del conjunto de datos, ya que todas las mediciones de $IRF_{Gamón}$ y $SIF_{760/a}$ fueron incluidas para estimar las relaciones con la EUR; lo cual es una condición necesaria para validar el modelo planteado. Por lo tanto, el presente contraste se plantea solamente con el objeto de visualizar la posibilidad de utilización de las ecuaciones generadas (Cuadro 5.1) en la estimación de la producción de biomasa forrajera.

La estimación de biomasa, a partir de los modelos globales, presentó el mejor ajuste con la EUR estimada mediante SIF (Figura 5.2.A, $R^2 = 0.9$). Los otros dos modelos evaluados, el modelo global con el $IRF_{Gamón}$ y el desarrollado por Grigera et al. (2007), a pesar de presentar ajustes relativamente elevados ($R^2 > 0.7$), ambos presentaron un sesgo y subestimaron la producción de biomasa aérea a valores mayores a 1500 kg/ha (Figura 5.2.A). En cambio a valores bajos, menores a 1000 kg/ha, el modelo global basado en el $IRF_{Gamón}$ siguió subestimando la biomasa pero el de Grigera et al. (2007) tendió a sobreestimarla. Por su parte, el uso de los modelos estacionales para estimar la biomasa aérea mejoró levemente el ajuste en el caso de SIF pero no en el caso del $IRF_{Gamón}$ (Figura 5.2.B).

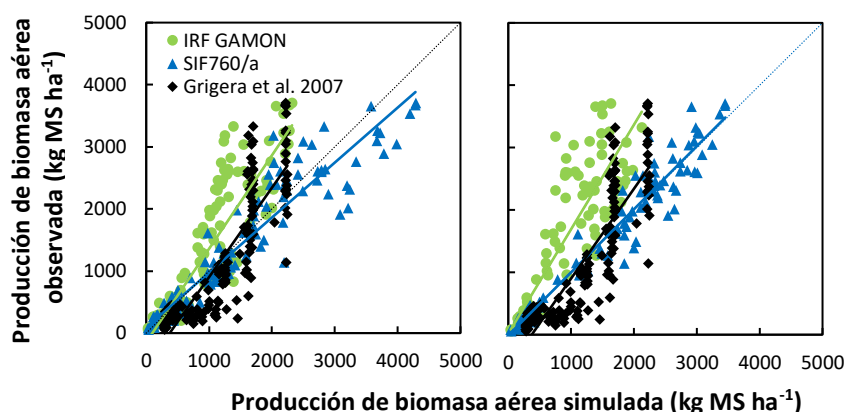


Figura 5.2. Comparación de la biomasa aérea simulada a partir de las ecuaciones generadas para estimar la eficiencia en el uso de la radiación (EUR) y la biomasa observada a campo. Las simulaciones se llevaron adelante usando dos grandes tipos de modelos, por un lado, se tomaron las estimaciones de EUR derivadas del índice de reflectancia fotoquímica (IRF) a partir de la versión original de Gamon et al (1992) (IRF_{Gamon}) o del rendimiento aparente de la fluorescencia inducida por el sol ($SIF_{760/a}$). A su vez, se incluyó el modelo calibrado por Grigera et al. (2007). Se tuvieron en cuenta dos tipos de estimaciones de la EUR: A)- Global: para todo el conjunto de datos para coberturas forrajeras de alfalfa y mezclas para el IRF_{Gamon} y todas las coberturas forrajeras (alfalfa, festuca y mezclas) para la $SIF_{760/a}$ y, B)- Estacional: para todas las coberturas forrajeras en diferentes períodos de crecimiento (primavera, primavera tardía y verano). Cada punto corresponde a una parcela de pastura pura o mezcla en un período de crecimiento específico. La línea punteada representa la relación 1:1. El ajuste del modelo generado a partir de la EUR estimada mediante el IRF_{Gamon} fue de 0.75 tanto para la estimación global como para la estacional. En cambio, para el modelo generado a partir de la EUR estimada mediante la $SIF_{760/a}$ el R^2 fue de 0.90 para la estimación global y de 0.95 para la estimación estacional. Por último, el modelo calibrado por Grigera et al. (2007) tuvo un $R^2=0.73$.

El mejor comportamiento de la producción de biomasa aérea simulada utilizando SIF en comparación con IRF es coincidente con la mejora observada en la estimación de la EUR en el capítulo IV. Esta mejor relación parece asociarse con la mayor precisión de la SIF para estimar la EUR por su relación más directa con la fotosíntesis de las especies componentes de la pastura. En cambio, la mejora en comparación con el modelo desarrollado por Grigera et al. (2007) podría relacionarse con aspectos metodológicos de la escala espacial y resolución temporal a la que se calibraron ambos modelos. En el caso de Grigera et al. (2007) los datos de biomasa se obtuvieron de potreros productivos hasta 100 veces más grandes que las parcelas usadas en los ensayos de esta tesis. Esto implica una mayor variación en la composición y densidad de las pasturas en Grigera et al. (2007).

A su vez, los intervalos entre cortes en Grigera et al. (2007) fueron hasta un 50% más largos a los usados en los ensayos de esta tesis. Esto último tiene implícito que en el caso de Grigera et al (2007) pueden darse períodos de intercepción de radiación, pero que la misma no se traduzca en mayor biomasa, por ende, disminuye la EUR, con lo cual podría conducir a una subestimación de la biomasa a valores altos de radiación absorbida.

La mejora en el ajuste para la estimación de la producción de biomasa aérea al incorporar la SIF como un estimador de la EUR se presenta como algo auspicioso para estimar en forma remota la producción de biomasa, sin necesidad de conocer la cobertura del suelo.

5.3. Aportes originales derivados de la tesis y perspectivas de investigación futuras

El aporte fundamental de esta tesis fue profundizar el conocimiento de la estructura del canopeo de pasturas templadas basadas en alfalfa y de cómo distintos factores la modificaron afectando los componentes del modelo radiativo. Estos resultados son novedosos ya que hasta el momento se desconocía el efecto de las prácticas de manejo y de los factores genéticos relacionando la estructura del canopeo y los componentes del modelo radiativo con la producción de biomasa forrajera en pasturas templadas.

El experimento realizado en el capítulo II puso en evidencia por primera vez una compensación del efecto desfavorable de la mayor distancia entre las hileras de siembra (dimensión horizontal) por medio del uso de un cultivar multifoliado (dimensión vertical). Este atributo del canopeo de alfalfa permitió mantener similares f RFAA, relación Rojo:Rojo lejano, IAF, EUR, y por ende en la producción de biomasa aérea; en contraste con la caída de producción de biomasa aérea del cultivar trifoliado en el arreglo de siembra más rectangular. En términos prácticos, la usual limitación de los equipos de siembra que no permiten el uso de una distancia entre hileras a la siembra más cercana se podría revertir mediante la selección de cultivares de alfalfa, que además de ser seleccionados por productividad de forraje presenten el atributo multifoliado.

En el experimento realizado en el capítulo III se estudiaron por primera vez los componentes del modelo radiativo ante la inclusión de una gramínea con diferente estacionalidad en una pastura de alfalfa. La variación en la estructura vertical del canopeo por la inclusión de festuca en mezclas binarias con alfalfa determinó similar estabilidad en la producción de biomasa aérea que la alfalfa pura, aunque por diferentes mecanismos: en la alfalfa la mayor estabilidad fue dada por una mayor f RFAA, mientras que en las mezclas la estabilidad en la producción de biomasa estuvo dada por distintos mecanismos según el ecotipo: por una mayor EUR en la mezcla con festuca ecotipo continental y por

una mayor f RFAA en la mezcla con el ecotipo mediterráneo. Estos resultados son promisorios para ahondar en el conocimiento de mezclas forrajeras que combinen la estacionalidad de ambas especies (alfalfa y festuca), en este sentido la inclusión del ecotipo de festuca mediterráneo manifestó un mayor grado de complementariedad con la alfalfa en términos de producción de biomasa aérea de cada componente de la mezcla.

Por último, en el capítulo IV se estudió por primera vez a nivel de canopy en diversas coberturas forrajeras la EUR estimada mediante índices de vegetación (*i.e.* IRF y SIF), resultando más preciso y promisorio el derivado de la señal de fluorescencia de clorofila inducida por el sol (SIF). El IRF fue afectado por el tipo de cobertura y la estación lo cual tendría que ver con una respuesta de tipo constitutiva, dada por la variación en el contenido de pigmentos (carotenoides y clorofilas), y principalmente por el efecto de la estructura del canopy que distorsionaría la relación con la fotosíntesis. En cambio, para la SIF pudo establecerse una relación global no afectada por el tipo de cobertura forrajera y en menor medida por la estacionalidad, seguramente debido a que la SIF tiene una relación más directa con la fotosíntesis. Esta información es de utilidad para mejorar la estimación de la productividad forrajera mediante sensores remotos en sistemas pastoriles, ya que actualmente sólo se estima la f RFAA, desconociendo la variabilidad espacio-temporal del otro componente (*i.e.* la EUR) del modelo radiativo.

Como perspectivas principales surgidas a partir de esta tesis surge la necesidad de continuar investigando al menos en tres aspectos relacionados: i) la variabilidad genética del atributo multifoliado, ii) la interacción entre la adición de nitrógeno y la estacionalidad según el ecotipo de festuca y iii) la percepción de los índices de vegetación ante la adición de nitrógeno. Para el caso del atributo multifoliado, es de interés estudiar la variabilidad en cuanto a los cultivares, líneas experimentales y germoplasma recientemente desarrollados (Odorizzi et al. 2015); materiales que no llegaron a ser incluidos en el

presente estudio, de forma tal de evaluar aquellos materiales que combinen buen comportamiento ante cambios en la distancia entre las hileras de siembra, como un buen rendimiento en los ambientes donde se cultiva la alfalfa. Por otra parte, es de interés conocer el efecto de la adición de nitrógeno sobre la estructura del canopeo y como interacciona con la estacionalidad del ecotipo de festuca, de alguna manera si se pudiera potenciar la complementariedad y asincronía en las mezclas binarias (Husse et al. 2016). En continuidad con esta tesis sería de interés estudiar el comportamiento de las mezclas de alfalfa con festuca mediterránea ante la adición de nitrógeno en los momentos cuando la alfalfa no está en su etapa de crecimiento activa y la festuca sí (invierno), marcando así la separación temporal de nichos ecológicos (Anten y Hirose 1999). Es de destacar, que en la estación cuando comienza el crecimiento de festuca mediterránea el nitrógeno es escaso limitando tanto la f RFAA como la EUR. Esta práctica de manejo permitiría incrementar el potencial productivo y la estabilidad en las mezclas binarias, lo cual no se llegó a analizar en el presente estudio. Es de interés estudiar el efecto del nitrógeno sobre la relación entre la EUR y los índices de vegetación, teniendo en cuenta que junto con la especie y el contenido hídrico son los principales factores que determinan cambios en la EUR (Sinclair y Muchow 1999), y así evaluar la sensibilidad de los mencionados índices de vegetación a cambios en la condición nutricional de las pasturas, lo cual no fue analizado en esta tesis debido a que en las coberturas forrajeras no se aplicaron fertilizantes. Por último, si bien la respuesta global entre SIF y EUR fue significativa, a futuro se propone ahondar como línea de investigación derivada de esta tesis en el estudio de los componentes fisiológicos y estructurales de la SIF y de cómo se relacionan con la EUR, teniendo en cuenta que la señal normalizada SIF/RFA puede variar además de por la EUR por las características estructurales del canopeo (Dechant et al. 2020).

Los resultados obtenidos en esta tesis aportan conocimientos novedosos en pasturas basadas en alfalfa: en cuanto a prácticas del manejo agronómico, en cuanto a la genética de los cultivares de alfalfa (foliosidad) y de la festuca asociada con la misma (estacionalidad), y en cuanto a la evaluación de índices de vegetación para la estimación satelital de la eficiencia en el uso de la radiación y obtener como resultado una mejora en la estimación de la producción de biomasa forrajera. Todos estos factores modificaron la estructura del canopeo de alfalfa en sus distintas dimensiones (horizontal y vertical), y el modelo radiativo fue la aproximación elegida para comprender los efectos de estos cambios en la estructura del canopeo, permitiendo una interpretación ecofisiológica del crecimiento de las pasturas.

BIBLIOGRAFÍA

- Abdelhamid M, Horiuchi T, Oba S (2003) Evaluation of the SPAD value in faba bean (*Vicia faba* L.) leaves in relation to different fertilizer applications. *Plant Production Science* **6**,185-189.
- Anderson LB (1982) 'Grasslands Roa' tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.). *New Zealand journal of experimental agriculture* **10**, 269-273.
- Anten NP, Hirose T (1999) Interspecific differences in above-ground growth patterns result in spatial and temporal partitioning of light among species in a tall-grass meadow. *Journal of Ecology* **87**, 583-597.
- Arolfo V, Odorizzi A (2019) Avances en alfalfa: ensayos territoriales. Ediciones INTA, Córdoba, Argentina. v. 29.
- Asrar G, Kanemasu ET, Jackson RD, Pinter PJ (1985) Estimation of total above-ground phytomass production using remotely sensed data. *Remote Sensing of Environment* **17**, 211-20.
- Assuero SG, Matthew C, Kemp PD, Latch GCM, Barker DJ, Haslett SJ (2000) Morphological and physiological effects of water deficit and endophyte infection on contrasting tall fescue cultivars. *New Zealand Journal of Agricultural Research* **43**, 49-61.
- Assuero SG, Matthew C, Kemp P, Barker DJ (2002) Effects of water deficit on Mediterranean and temperate cultivars of tall fescue. *Australian Journal of Agricultural Research* **53**, 29-40.
- Baeza S, Lezama F, Piñeiro G, Altesor A, Paruelo J (2010) Spatial variability of above-ground net primary production in Uruguay an grasslands: a remote sensing approach. *Applied Vegetation Science* **13**, 72-85.

- Baldissera TC, Frak E, Carvalho PCDF, Louarn G (2014). Plant development controls leaf area expansion in alfalfa plants competing for light. *Annals of Botany* **113**, 145-157.
- Barton CVM, North PRJ (2001). Remote sensing of canopy light use efficiency using the photochemical reflectance index: Model and sensitivity analysis. *Remote Sensing of Environment* **78**, 264-273.
- Basigalup DH, Rossanigo R, Ballario MV (2007) El cultivo de la alfalfa en la Argentina. Ediciones INTA, Buenos Aires, Argentina.
- Bi Y, Zhou P , Li S, Wei Y, Xiong X, Shi Y, Liu N, Zhang Y (2019) Interspecific interactions contribute to higher forage yield and are affected by phosphorus application in a fully-mixed perennial legume and grass intercropping system. *Field Crops Research* **244**, 107636.
- Board JE, Harville BG (1992) Explanations for greater light interception in narrow vs. wide row soybean. *Crop Science* **32**: 198-202.
- Boote, KJ, Loomis RS (1991) *Modeling Crop Photosynthesis--From Biochemistry to Canopy*. Crop Science Society of America and American Society of Agronomy.
- Bretschneider G (2010) Una actualización sobre el meteorismo espumoso bovino. *Archivos de Medicina Veterinaria* **42**, 135-146.
- Brown HE, Moot DJ, Teixeira EI (2005) The components of lucerne (*Medicago sativa*) leaf area index respond to temperature and photoperiod in a temperate environment. *European Journal of Agronomy* **23**, 348-358.
- Brown HE, Moot DJ, Teixeira EI (2006) Radiation use efficiency and biomass partitioning of lucerne (*Medicago sativa*) in a temperate climate. *European Journal of Agronomy* **25**, 319-327.

- Caride C, Piñeiro G, Paruelo JM (2012) How does agricultural management modify ecosystem services in the Argentine Pampas? The effects on soil C dynamics. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **154**, 23-33.
- Cendrero-Mateo MP, Wieneke S, Damm, A, Alonso, L, Pinto, F, Moreno J, et al (2019) Sun-induced chlorophyll fluorescence III: Benchmarking retrieval methods and sensor characteristics for proximal sensing. *Remote Sensing* **11**, 962.
- Cheng YB, Middleton EM, Zhang Q, Huemmrich KF, Campbell PK, Cook BD, et al (2013) Integrating solar induced fluorescence and the photochemical reflectance index for estimating gross primary production in a cornfield. *Remote Sensing* **5**, 6857-6879.
- Colabelli MR, Urcola H, Agnusdei MG (2002) Intersiembra de leguminosas en suelos de aptitud agrícola. 1. Efecto de la época de intersiembra y de la distancia entre surcos sobre el establecimiento de las especies intersembradas. *Avances en Producción Animal* **27**, 77-86.
- Collino DJ, Dardanelli JL, De Luca MJ, Racca RW (2005) Temperature and water availability effects on radiation and water use efficiencies in alfalfa (*Medicago sativa* L.). *Australian Journal of Experimental Agriculture* **45**, 383-390.
- Cordon, G, Lagorio, MG, Paruelo, J M (2016) Chlorophyll fluorescence, photochemical reflective index and normalized difference vegetative index during plant senescence. *Journal of Plant Physiology* **199**, 100-110.
- Cruz, PA, Sinoquet, H (1994) Competition for light and nitrogen during a regrowth cycle in a tropical forage mixture. *Field Crops Research* **36**, 21-30.
- Damm A, Elbers JAN, Erler A, Gioli B, Hamdi K, Hutjes R, et al (2010) Remote sensing of sun-induced fluorescence to improve modeling of diurnal courses of gross primary production (GPP). *Global Change Biology* **16**, 171-186.

- Damm A, Guanter L, Paul-Limoges E, Van der Tol C, Hueni A, Buchmann N, et al. (2015) Far-red sun-induced chlorophyll fluorescence shows ecosystem-specific relationships to gross primary production: An assessment based on observational and modeling approaches. *Remote Sensing of Environment* **166**, 91-105.
- Dechant B, Ryu Y, Badgley G, Zeng Y, Berry JA, Zhang Y, Kang M, Li J, Moya I (2020) Canopy structure explains the relationship between photosynthesis and sun-induced chlorophyll fluorescence in crops. *Remote Sensing of Environment* **241**, 111733.
- Di Rienzo JA, Casanoves F, Balzarini MG, Gonzalez L, Tablada M, Robledo CW (2018) InfoStat versión 2018. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>
- Druille M, M Oyarzabal and M Oesterheld (2019) Radiation use efficiency of forage resources: a meta-analysis. *Agronomy Journal* **111**, 1-9.
- Duncan, W G (1971) Leaf Angles, Leaf Area, and Canopy Photosynthesis. *Crop Science* **11**, 482-485.
- Durand, JL, Lemaire, G, Gosse, G, Chartier, M (1989) Analyse de la conversion de l'énergie solaire en matière sèche par un peuplement de luzerne (*Medicago sativa* L.) soumis à un déficit hydrique. *Agronomie* **9**, 599-607.
- Errecart, PM, Agnusdei, MG, Lattanzi, FA, Marino, MA (2012) Leaf nitrogen concentration and chlorophyll meter readings as predictors of tall fescue nitrogen nutrition status. *Field Crops Research* **129**, 46-58.
- Etzel, M G, Volenec, J J, & Vorst, J J (1988) Leaf morphology, shoot growth, and gas exchange of multifoliolate alfalfa phenotypes. *Crop science* **28**, 263-269.
- Faurie, O, Soussana, JF, Sinoquet, H (1996) Radiation interception, partitioning and use in grass-clover mixtures. *Annals of Botany* **77**, 35-46.

- Faverjon, L, Escobar-Gutiérrez, AJ, Litrico I, Louarn, G (2017) A conserved potential development framework applies to shoots of legume species with contrasting morphogenetic strategies. *Frontiers in Plant Science* **8**, 405.
- Feldhake, CM and DP Belesky (2009) Photosynthetically active radiation use efficiency of *Dactylis glomerata* and *Schedonorus phoenix* along a hardwood tree-induced light gradient. *Agroforest Systems* **75**, 189–196.
- Fick GW, Holt DA, Lugg DG (1988) Environmental physiology and crop growth. En: Hanson AA, Barnes DK, Hill Jr RR (Eds.). *Alfalfa and Alfalfa Improvement*, Vol. 29. American Society of Agronomy, Madison, USA. Pgs. 163–194.
- Finn, J A, Kirwan, L, Connolly, J, Sebastià, M T, Helgadottir, A, Baadshaug, O H, et al. (2013) Ecosystem function enhanced by combining four functional types of plant species in intensively managed grassland mixtures: a 3-year continental-scale field experiment. *Journal of Applied Ecology* **50**, 365-375.
- Flènet F, Kiniry JR, Board JE, Westgate ME, Reicosky DC (1996) Row Spacing Effects on Light Extinction Coefficients of Corn, Sorghum, Soybean, and Sunflower. *Agronomy Journal* **88**, 185-190.
- Gaffney, R, Porensky, LM, Gao, F, Irisarri, JG, Derner, JD, Augustine, DJ (2018) Using APAR to Predict Aboveground Plant Productivity in Semi-Arid Rangelands: Spatial and Temporal Relationships Differ. *Remote Sensing* **10**, 1474.
- Gallo, KP, Daughtry, CST, Bauer, ME (1985) Spectral estimation of absorbed photosynthetically active radiation in corn canopies. *Remote Sensing of Environment* **17**, 221–232.
- Gamon J, Peñuelas J, Field C (1992) A narrow-waveband spectral index that tracks diurnal changes in photosynthetic efficiency. *Remote Sensing of Environment* **41**, 35-44.

- Gamon JA, Serrano L, Surfus JS (1997) The photochemical reflectance index: an optical indicator of photosynthetic radiation use efficiency across species, functional types, and nutrient levels. *Oecologia* **112**, 492-501.
- Gamon JA, Berry JA (2012) Facultative and constitutive pigment effects on the Photochemical Reflectance Index (PRI) in sun and shade conifer needles. *Israel Journal of Plant Sciences* **60**, 85-95.
- Gamon JA, Kovalchuck O, Wong CYS, Harris A, Garrity SR (2015) Monitoring seasonal and diurnal changes in photosynthetic pigments with automated PRI and NDVI sensors. *Biogeosciences* **12**, 4149-4159.
- Garbulsky MF, Peñuelas J, Gamon J, Inoue Y, Filella I (2011) The photochemical reflectance index (PRI) and the remote sensing of leaf, canopy and ecosystem radiation use efficiencies: A review and meta-analysis. *Remote Sensing of Environment* **115**, 281-297.
- Goerner A, Reichstein M, Tomelleri E, Hanan N, Rambal S, Papale D, Dragoni D, Schmullius C (2011) Remote sensing of ecosystem light use efficiency with MODIS-based PRI. *Biogeosciences* **8**, 189–202.
- Gosse G, Varlet-Grancher C, Chartier M, Allirand JM, Lemaire G (1986) Maximum dry matter production and solar radiation intercepted by a canopy. *Agronomie* **6**, 47–56.
- Grace J, Nichol C, Disney M, Lewis P, Quaife T, Bowyer P (2007) Can we measure terrestrial photosynthesis from space directly, using spectral reflectance and fluorescence? *Global Change Biology* **13**, 1484-1497.
- Grigera G, Oosterheld M, Pacín F (2007) Monitoring forage production for farmers' decision making. *Agricultural Systems* **94**, 637-648.

- Guanter L, Alonso L, Gómez-Chova L, Amorós-López J, Vila J, Moreno J (2007) Estimation of solar-induced vegetation fluorescence from space measurements. *Geophysical Research Letters* **34**, L08401.
- Hall, AJ, Villalobos FJ, Orgaz F, Sadras VO (1996) Leaf area index is an important determinant of pre-anthesis radiation use efficiency in sunflowers crops. In: Proceedings 14th International Sunflower Conference, vol 1, Beijing, China, 12-20 June, 622-627.
- Haughey E, Suter M, Hofer D, Hoekstra NJ, McElwain JC, Lüscher A, Finn, JA (2018) Higher species richness enhances yield stability in intensively managed grasslands with experimental disturbance. *Scientific Reports* **8**, 1-10.
- Haynes, RJ (1980) Competitive aspects of the grass-legume association. En: *Advances in agronomy* (Vol. 33, pp. 227-261). Academic Press.
- Hector A, Hautier Y, Saner P, Wacker L, Bagchi R, Joshi J, et al. (2010). General stabilizing effects of plant diversity on grassland productivity through population asynchrony and overyielding. *Ecology* **91**, 2213-2220.
- Heichel GH, Delaney RH, Cralle HT (1988) Carbon assimilation, partitioning, and utilization. En: Hanson AA, Barnes DK, Hill Jr RR (Eds.) *Alfalfa and Alfalfa Improvement*. Agronomy Monograph 29 Madison, Wisconsin, USA. Pgs. 195–228.
- Heinsch FA, Reeves MC, Votava P, Kang S, Milesi C, Zhao M, et al. (2003) User's Guide: GPP and NPP (MOD17A2/A3) products, NASA MODIS land algorithm (p. 57). Missoula, MT: University of Montana.
- Holben BN (1986) Characteristics of Maximum-Value Composite Images from Temporal AVHRR Data. *International Journal of Remote Sensing* **7**, 1417-1434.
- Husse S, Huguenin-Elie O, Buchmann N, Lüscher A (2016) Larger yields of mixtures than monocultures of cultivated grassland species match with asynchrony in shoot

- growth among species but not with increased light interception. *Field Crops Research* **194**, 1-11.
- Insúa JR, Agnusdei MG, Utsumi SA, Berone GD (2018) Morphological, environmental and management factors affecting nutritive value of tall fescue (*Lolium arundinaceum*). *Crop and Pasture Science* **69**, 1165-1172.
- Irisarri JGN, Oesterheld M, Paruelo JM, Texeira MA, (2012) Patterns and controls of above-ground net primary production in meadows of Patagonia. A remote sensing approach. *Journal of Vegetation Science* **23**, 114-126.
- Isbell FI, Polley HW, Wilsey BJ (2009) Biodiversity, productivity and the temporal stability of productivity: patterns and processes. *Ecology Letters* **12**, 443-451.
- Jáuregui JM, Mills A, Black DBS, Wigley K, Ridgway HJ, Moot DJ (2019) Yield components of lucerne were affected by sowing dates and inoculation treatments. *European Journal of Agronomy* **103**, 1–12.
- Joiner J, Yoshida Y, Vasilkov AP, Middleton EM (2011) First observations of global and seasonal terrestrial chlorophyll fluorescence from space. *Biogeosciences* **8**, 637-651.
- Khaiti M, Lemaire G (1992) Dynamics of shoot and root growth of lucerne after seeding and after cutting. *European Journal of Agronomy* **1**, 241-247.
- Kloster AM, Zurbriggen, GA (2019) Production and persistence of a mixture of alfalfa (*Medicago sativa* L.) and high fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.) under contrasting intensities and grazing frequencies. *RIA, Revista de Investigaciones Agropecuarias* **45**, 44-51.
- Köhler P, Frankenberg C, Magney TS, Guanter L, Joiner J, Landgraf J (2018) Global retrievals of solar-induced chlorophyll fluorescence with TROPOMI: First results and intersensor comparison to OCO-2. *Geophysical Research Letters* **45**, 10-456.

- Kriegler FJ, Malila WA, Nalepka RF, Richardson, W (1969) Preprocessing transformations and their effects on multispectral recognition. *Proceedings of the Sixth International Symposium on Remote Sensing of Environment* p 97-131.
- Lattanzi FA, Wade MH (2007) Seasonal animal production of temperate and Mediterranean tall fescue cultivars under continuous variable stocking with close control of sward state. *Australian Journal of Agricultural Research*, **58**, 203-213.
- Law BE, Waring RH (1994) Remote sensing of leaf area index and radiation intercepted by understory vegetation. *Ecological Applications* **4**, 272-279.
- Lemaire G, Cruz P, Gosse G, Chartier M (1985) Etude des relations entre la dynamique de prélèvement d'azote et la dynamique de croissance en matière sèche d'un peuplement de luzerne (*Medicago sativa* L.). *Agronomie* **5**, 685–692.
- Lemaire G, Da Silva S C, Agnusdei M, Wade M, Hodgson, J (2009) Interactions between leaf lifespan and defoliation frequency in temperate and tropical pastures: a review. *Grass and Forage Science* **64**, 341-353.
- Liu L, Zhang Y, Wang J, Zhao C (2005) Detecting solar-induced chlorophyll fluorescence from field radiance spectra based on the Fraunhofer line principle. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing* **43**, 827-832.
- Liu L, Cheng Z (2010) Detection of vegetation light-use efficiency based on solar-induced chlorophyll fluorescence separated from canopy radiance spectrum. *IEEE Journal of Selected Topics in Applied Earth Observations and Remote Sensing* **3**, 306-312.
- Liu L, Zhang Y, Jiao Q, Peng D (2013) Assessing photosynthetic light-use efficiency using a solar-induced chlorophyll fluorescence and photochemical reflectance index. *International Journal of Remote Sensing* **34**, 4264-4280.

- Loreau M, de Mazancourt C (2008) Species synchrony and its drivers: neutral and nonneutral community dynamics in fluctuating environments. *The American Naturalist* **172**, E48-E66.
- Los SO, Collatz GJ, Sellers PJ, Malmstrom CM, Pollack NH, DeFries RS, Bounoua L, Parris MT, Tucker CJ, Dazlich DA (2000) A Global 9-yr Biophysical Land Surface Dataset from NOAA AVHRR Data. *American Meteorological Society* **1**, 183-199.
- Louarn G, Pereira-Lopès E, Fustec J, Mary B, Voisin AS, de Faccio Carvalho PC, Gastal, F (2015) The amounts and dynamics of nitrogen transfer to grasses differ in alfalfa and white clover-based grass-legume mixtures as a result of rooting strategies and rhizodeposit quality. *Plant and Soil* **389**, 289-305.
- Maamouri A, Louarn G, Gastal F, Béguier V, Julier B (2015) Effects of lucerne genotype on morphology, biomass production and nitrogen content of lucerne and tall fescue in mixed pastures. *Crop and Pasture Science* **66**, 192-204.
- Maamouri A, Louarn G, Béguier V, Julier B (2017) Performance of lucerne genotypes for biomass production and nitrogen content differs in monoculture and in mixture with grasses and is partly predicted from traits recorded on isolated plants. *Crop and Pasture Science* **68**, 942-951.
- Maddaloni J, Ferrari L (2005) Forrajas y pasturas del ecosistema templado húmedo de la Argentina. Universidad Nacional de Lomas de Zamora e INTA.
- Maddonni GA, Chelle M, Drouet JL, Andrieu B (2001) Light interception of contrasting azimuth canopies under square and rectangular plant spatial distributions: simulations and crop measurements. *Field Crops Research* **70**, 1-13.
- Magney TS, Barnes ML, Yang X (2020) On the covariation of chlorophyll fluorescence and photosynthesis across scales. *Geophysical Research Letters* **47**, e2020GL091098.

- Martini D, Pacheco-Labrador J, Perez-Priego O, van der Tol C, El-Madany TS, Julitta T, et al (2019). Nitrogen and phosphorus effect on sun-induced fluorescence and gross primary productivity in mediterranean grassland. *Remote Sensing* 11, 2562.
- Mattera J, Romero LA, Cuatrín A, Grimoldi AA (2009) Efectos de la distancia de siembra sobre la producción de biomasa y la persistencia de un cultivo de alfalfa. *Revista Argentina de Producción Animal* **29**: 131-140.
- Mattera J, Romero LA, Cuatrín AL, Cornaglia PS, Grimoldi AA (2013) Yield components, light interception and radiation use efficiency of lucerne (*Medicago sativa* L.) in response to row spacing. *European Journal of Agronomy* **45**, 87-95.
- Maxwell K, Johnson GN (2000) Chlorophyll fluorescence—a practical guide. *Journal of Experimental Botany* **51**, 659-668.
- Mayhew PW, Burns MD, Houston DC (1984) An inexpensive and simple spectrophotometer for measuring grass biomass in the field. *Oikos* **43**, 62-67.
- Mazzanti A, Arosteguy JC (1985) Comparación del rendimiento estacional de forraje de cultivares de *Festuca arundinacea* Schreb. *Revista Argentina de Producción Animal* **5**, 691-697.
- McNaughton SJ, Milchunas DG, Frank DA (1996) How can net primary productivity be measured in grazing ecosystems? *Ecology* **77**, 974-977.
- Meroni M, Rossini M, Guanter L, Alonso L, Rascher U, Colombo R, Moreno J (2009) Remote sensing of solar-induced chlorophyll fluorescence: Review of methods and applications. *Remote Sensing of Environment* **113**, 2037-2051.
- Mohammed GH, Colombo R, Middleton EM, Rascher U, van der Tol C, Nedbal L, et al. (2019) Remote sensing of solar-induced chlorophyll fluorescence (SIF) in vegetation: 50 years of progress. *Remote Sensing of Environment* **231**, 111177.

- Monteith JL (1972) Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. *Journal of Applied Ecology* **9**, 747-766.
- Monteith JL, Moss CJ (1977) Climate and the Efficiency of Crop Production in Britain. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Biological Sciences* **281**, 277-294.
- Mosconi FP, Priano LJJ, Hein NE, Moscatelli G, Salazar JC, Gutiérrez T, Cáceres L (1981) Mapa de suelos de la Provincia de Santa Fe. INTA Vol 1.
- Moya I, Camenen L, Evain S, Goulas Y, Cerovic ZG, Latouche G (2004) A new instrument for passive remote sensing. 1. Measurements of sunlight-induced chlorophyll fluorescence. *Remote Sensing of Environment* **91**, 186-197.
- Nyfeler D, Huguenin-Elie O, Suter M, Frossard E, Connolly J, Lüscher A (2009) Strong mixture effects among four species in fertilized agricultural grassland led to persistent and consistent transgressive overyielding. *Journal of Applied Ecology* **46**, 683-691.
- Odorizzi A, Mamani EMC, Sipowicz P, Julier B, Gieco J, Basigalup D (2015) Effect of phenotypic recurrent selection on genetic diversity of non-dormant multifoliolate lucerne (*Medicago sativa* L.) populations. *Crop and Pasture Science* **66**, 1190-1196.
- Ojeda JJ, Caviglia OP, Agnusdei MG, Errecart PM (2018) Forage yield, water-and solar radiation-productivities of perennial pastures and annual crops sequences in the south-eastern Pampas of Argentina. *Field Crops Research* **221**, 19-31.
- Olivo S (2019) Producción de biomasa de alfalfa (*Medicago sativa* L.) en respuesta al arreglo espacial de siembra y frecuencia de corte. Tesis de maestría de la Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Mar del Plata, 76 páginas.
- Paruelo JM, Epstein HE, Lauenroth WK, Burke IC (1997) ANPP Estimates from NDVI for the Central Grassland Region of the United States. *Ecology* **78**, 953

- Pellegrini P, Cossani CM, Bella CMD, Piñeiro G, Sadras VO, Oosterheld M (2020) Simple regression models to estimate light interception in wheat crops with Sentinel-2 and a handheld sensor. *Crop Science* **60**, 1607–1616.
- Piñeiro G, Oosterheld M, Paruelo JM (2006) Seasonal Variation in Aboveground Production and Radiation-use Efficiency of Temperate rangelands Estimated through Remote Sensing. *Ecosystems* **9**, 357-373.
- Porcar-Castell A, Tyystjärvi E, Atherton J, Van der Tol C, Flexas J, Pfündel EE, et al. (2014) Linking chlorophyll a fluorescence to photosynthesis for remote sensing applications: mechanisms and challenges. *Journal of Experimental Botany* **65**, 4065-4095.
- Reed KFM (1996) Improving the adaptation of perennial ryegrass, tall fescue, phalaris, and cocksfoot for Australia. *New Zealand Journal of Agricultural Research* **39**, 457-464.
- Romero LA, Bruno OA, Fossati JL, Quaino OR (1991) Densidad de siembra de alfalfa cultivar CUF 101; número de plantas y producción. *Revista Argentina de Producción Animal* **11**, 411-417.
- Rossini M, Meroni M, Migliavacca M, Manca G, Cogliati S, Busetto L, et al. (2010) High resolution field spectroscopy measurements for estimating gross ecosystem production in a rice field. *Agricultural and Forest Meteorology* **150**, 1283-1296.
- Rouse JW, Haas RH, Scheel JA, Deering DW (1974) Monitoring Vegetation Systems in the Great Plains with ERTS. *Proceedings, 3rd Earth Resource Technology Satellite (ERTS) Symposium* **1**, 48-62.
- Ruíz RA, Bertero HD (2008) Light interception and radiation use efficiency in temperate quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd). *European Journal of Agronomy* **29**, 144-152.

- Scheneiter JO, Améndola C (2009) Beef production of alfalfa-tall fescue mixtures with different seasonal pattern of herbage accumulation. *Revista Argentina de Producción Animal* **29**, 119-129.
- Scheneiter JO, Agnusdei MG (2011) El rol de N en la producción de carne Algunas experiencias en la región pampeana húmeda y sub-húmeda Argentina. *Proyecto Regional Ganadero* número 2.
- Scheneiter JO, Kaufmann II, Ferreyra AR, Llorente RT (2016) The herbage productivity of tall fescue in the Pampas region of Argentina is correlated to its ecological niche. *Grass and Forage Science* **71**, 403-412.
- Sim RE, Moot DJ, Brown HE, Teixeira EI (2015) Sowing date affected shoot and root biomass accumulation of lucerne during establishment and subsequent regrowth season. *European Journal of Agronomy* **68**, 69–77.
- Sinclair TR, Horie T (1989) Leaf nitrogen, photosynthesis, and crop radiation use efficiency: a review. *Crop Science* **29**, 90-98.
- Sinclair TR, Muchow RC (1999) Radiation use efficiency. *Advances in Agronomy* **65**, 5-265.
- Singels A, Smit MA (2009) Sugarcane response to row spacing-induced competition for light. *Field Crops Research* **113**, 149-155.
- Spehn EM, Joshi J, Schmid B, Diemer M, Körner C (2000) Above-ground resource use increases with plant species richness in experimental grassland ecosystems. *Functional Ecology* **14**, 326-337.
- Spitters CJT, Toussaint HAJM, Goudriaan J (1986) Separating the diffuse and direct component of global radiation and its implications for modeling canopy photosynthesis. Part I Components of incoming radiation. *Agricultural and Forest Meteorology* **38**, 217-229.

- Steiner JL (1986) Dryland Grain Sorghum Water Use, Light Interception, and Growth Responses to Planting Geometry. *Agronomy Journal* **78**, 720-726.
- Sugiyama S, Yoneyama M, Takahashi N, Gotoh K (1985) Canopy structure and productivity of *Festuca arundinacea* Schreb swards during vegetative and reproductive growth. *Grass and Forage Science* **40**, 49-55.
- Teixeira EI, Moot DJ, Brown HE, Fletcher AL (2007a) The dynamics of Lucerne (*Medicago sativa* L) yield components in response to defoliation frequency. *European Journal of Agronomy* **26**, 394–400.
- Teixeira EI, Moot DJ, Brown HE, Pollock KM (2007b) How does defoliation management impact on yield, canopy forming processes and light interception of Lucerne (*Medicago sativa* L) crops? *European Journal of Agronomy* **27**, 154–164.
- Teixeira EI, Moot DJ, Brown HE (2008) Defoliation frequency and season affected radiation use efficiency and dry matter partitioning to roots of lucerne (*Medicago sativa* L) crops. *European Journal of Agronomy* **28**, 103-111.
- Teixeira EI, Brown HE, Meenken ED, Moot DJ (2011) Growth and phenological development patterns differ between seedling and regrowth lucerne crops (*Medicago sativa* L). *European Journal of Agronomy* **35**, 47-55.
- Thenkabail PS, Smith RB, De Pauw E (2000) Hyperspectral vegetation indices and their relationships with agricultural crop characteristics. *Remote Sensing of Environment* **71**, 158-182.
- Thiébeau P, Beaudoin N, Justes E, Allirand J-M, Lemaire G, (2011) Radiation use efficiency and shoot:root dry matter partitioning in seedling growths and regrowth crops of lucerne (*Medicago sativa* L) after spring and autumn sowings. *European Journal of Agronomy* **35**, 255-268.

- Travis RL, Reed R (1983) The solar tracking pattern in a closed alfalfa canopy. *Crop Science* **23**, 664–668.
- Tucker CJ (1979) Red and Photographic Infrared Linear Combinations for Monitoring Vegetation. *Remote Sensing of Environment* **8**, 127-150.
- Tucker CJ, Sellers PJ (1986) Satellite remote sensing for primary production. *International Journal of Remote Sensing* **7**, 1395-1416.
- Varella AC (2002) Modelling lucerne (*Medicago sativa*) crop response to light regimes in an agroforestry system. Doctoral Thesis Lincoln University, Canterbury, New Zealand.
- Varella AC, Moot DJ, Pollock KM, Peri PL, Lucas RJ (2011) Do light and alfalfa responses to cloth and slatted shade represent those measured under an agroforestry system? *Agroforestry Systems* **81**, 157-173.
- Vassallo MM (2015) Crecimiento post-defoliación y eficiencia de uso de la radiación de especies forrajeras sometidas a estrés. Tesis doctoral de la Universidad de Buenos Aires, 127 p.
- Verón SR, Oesterheld M, Paruelo JM, (2005) Production as a function of resource availability: Slopes and efficiencies are different. *Journal of Vegetation Science* **16**, 351-354.
- Volenec JJ, Cherney JH, Johnson KD (1987) Yield components, plant morphology, and forage quality of alfalfa as influenced by plant population. *Crop Science* **27**, 321-326.
- Volenec JJ, Cherney JH (1990) Yield components, morphology, and forage quality of multifoliolate alfalfa phenotypes. *Crop Science* **30**, 1234-1238.
- Wendling M, Charles R, Herrera J, Amossé C, Jeangros B, Walter A, Büchi L (2019) Effect of species identity and diversity on biomass production and its stability in cover crop mixtures. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **281**, 81-91.

Willey RW, Heath SB (1969) The quantitative relationships between plant population and crop yield. En: Brady NC y Hall R (eds). *Advances in Agronomy* Cornell Univ, Ithaca, NY, USA Pgs 281-321.